FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

75 (2)

AMPHIBIENS

(deuxième partie)

par

R.M.A. BLOMMERS-SCHLÖSSER* et Ch. P. BLANC**

*Laboratoire d'Herpétologie.
Instituut voor Taxonomische Zoölogie. Universiteit van Amsterdam.
**Laboratoire de Zoogéographie. Université de Montpellier.

Publié avec le concours
de l'Institut français de Recherche scientifique
pour le Développement en Coopération,
de l'Instituut voor Taxonomische
Zoölogie - Amsterdam
et du Laboratoire de Zoogéographie
Université Montpellier 3

Muséum national d'Histoire naturelle
Paris
1993

Source : MNHN, Paris

FAUNE DE MADAGASCAR

Collection fondée en 1956 par M. le Recteur Renaud PAULIAN
Correspondant de l'Institut
(alors Directeur adjoint de l'IRSM)

Collection honorée du soutien
du Ministère de la Coopération

Comité de patronage

M. le Dr RAKOTO RATSIMAMANGA, membre correspondant de l'Institut, Paris. — M. le Ministre de l'Education nationale, Tananarive. — M. le Président de l'Académie Malgache, Tananarive. — M. le Recteur de l'Université de Madagascar, Tananarive. — M. le Professeur de Zoologie de l'Université de Madagascar, Tananarive. — M. le Directeur du CNRS, Paris. — M. le Directeur général de l'ORSTOM, Paris.

MM. le Professeur J. DORST, membre de l'Institut, Paris ; J.-M. PÉRÈS, membre de l'Institut, Marseille ; J. CARAYON, Paris ; A. CHABAUD, Paris ; M. RAKOTOMARIA, Tananarive.

Comité de lecture :

M. R. PAULIAN, Président ; MM. Ch-P. BLANC, A. CROSNIER, R.-P. DECHAMBRE, J. GUTIERREZ, L. MATILE, J.-J. PETTER, G. RAMANANTSOAVINA, P. ROEDERER, P. VIETTE (secrétaire).

© FAUNE DE MADAGASCAR

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

Source : MNHN, Paris

Pour la bibliothèque centrale du MNHN
Don P. Viette 6193
S6072

FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

75 (2)

AMPHIBIENS

(deuxième partie)

par

R.M.A. BLOMMERS-SCHLÖSSER* et Ch. P. BLANC**

*Laboratoire d'Herpétologie,
Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam.
**Laboratoire de Zoogéographie, Université de Montpellier.

Publié avec le concours
de l'Institut français de Recherche scientifique
pour le Développement en Coopération,
de l'Instituut voor Taxonomische
Zoölogie - Amsterdam
et du Laboratoire de Zoogéographie
Université Montpellier 3

Muséum national d'Histoire naturelle
Paris
1993

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00094283 8
Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Introduction 385

CHAPITRE 1 : Discussion du statut et des relations phylogénétiques de quelques taxa 387

CHAPITRE 2 : Caractéristiques zoogéographiques de la faune malgache des Amphibiens 397

CHAPITRE 3 : Répartition géographique 405

CHAPITRE 4 : Mise en place du peuplement en Amphibiens 427

I. Adaptations biologiques des Amphibiens malgaches 428

II. Relations interspécifiques dans les communautés d'Amphibiens 446

III. Caractéristiques des facteurs physiques du milieu 458

IV. Essai de synthèse zoogéographique 465

CHAPITRE 5 : L'homme et le peuplement des Amphibiens 479

Conclusions : Critique des connaissances et quelques orientations de recherche 491

Liste taxonomique pour les 39 stations régionales 499

Index alphabétique des collecteurs des spécimens support du nom des espèces (*bona species* ou synonymes) 501

Références 505

Errata 525

Index alphabétique 527

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

La validité d'une étude biogéographique est directement liée à la précision des connaissances systématiques. Ne serait-ce que pour cette seule raison, nous verrons, dans un premier chapitre, consacré à la discussion du statut et des relations phylogénétiques de quelques taxa dont la position reste controversée, que cette seconde partie ne peut être qu'une esquisse zoogéographique.

Le deuxième chapitre permettra de caractériser, en fonction de leur endémisme et de leurs affinités, les Amphibiens malgaches par rapport à ceux des continents voisins.

Dans un troisième chapitre, nous analyserons leur distribution géographique dans la Grande Ile.

Cette étape de zoogéographie descriptive sera complétée par un essai de synthèse relatif à la mise en place, à Madagascar, du peuplement en Amphibiens. Nous interpréterons les données rassemblées dans les trois précédents chapitres en fonction des données d'écologie qualitative, seules disponibles. L'approche biogéographique, qui intègre les résultats d'études sur la distribution, l'originalité, les particularités évolutives, le mode de vie et l'habitat, l'organisation du peuplement nous paraît particulièrement pertinente pour ce projet.

Nous discuterons, enfin, dans un cinquième chapitre, l'impact sur la faune des Amphibiens, de l'homme agissant lui-même, depuis sa récente arrivée à Madagascar, comme facteur biogéographique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE 1

DISCUSSION DU STATUT ET DES RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES DE QUELQUES TAXA

1. SUPERFAMILLES DES MICROHYLOIDEA ET RANOIDEA.

Ces deux superfamilles partagent de nombreux caractères communs (Lynch, 1973). L'importance de ces affinités, fondées sur une analyse évolutive de 38 critères morphologiques et anatomiques, a conduit cet auteur à intégrer les Microhylidae dans la superfamille des Ranoidea, dont ils constitueraient une ligne évoluée.

Nous adopterons, ici, une position opposée en considérant que les Microhylidae représentent une branche originale et ancienne des Firmisternes gondwaniens, position fondée sur les principaux arguments suivants :

— une diapophyse sacrée dilatée est primitive par rapport à une diapophyse sacrée cylindrique, considérée comme une adaptation au saut ;

— les caractères évolués des têtards microhylides n'impliquent pas nécessairement qu'ils soient dérivés de têtards ranoïdes car ces mêmes caractères préexistent dans des groupes plus anciens ;

— l'extension actuelle considérable, presque pantropicale des Microhylidae (Amérique du Sud, Mexique et Sud des Etats-Unis, Afrique au Sud du Sahara, Madagascar, Inde, Asie orientale et insulaire) n'est que le reliquat d'une aire de distribution encore plus vaste autrefois par suite, selon Savage (1973), d'une régression cénozoïque en Amérique du Sud et en Afrique et d'une extinction presque totale, de même âge, en Australie.

En fait, la faune australienne des Amphibiens ne compte que deux genres, non endémiques et à distribution restreinte à l'Extrême-Nord du pays, de Microhylidae, appartenant à la sous-famille des Asterophryinae (incl. Sphenophryninae) : *Cophixalus* Boettger, 1892 et *Sphenophryne* Peters et Doria, 1878, regroupant chacun trois espèces (Cogger, 1979).

Pour cet auteur, les Asterophryinae australiens sont, d'ailleurs, des descendants directs et récents des représentants de cette sous-famille en Nouvelle-Guinée où ils sont bien plus diversifiés et où ils ont une distribution beaucoup plus large.

S'il paraît plausible que l'on doive exclure la quasi-totalité du continent australien de l'aire d'extension passée des Microhylidae, il faut noter, toutefois, qu'un fossile du g. *Microhyla* atteste de la présence de cette famille en Europe, au Miocène (Kuhn, 1965).

Pour toutes ces raisons, la conception de Lynch (1973) nous paraît inacceptable. En accord avec divers auteurs, parmi lesquels Hecht (1963), Inger (1967), Laurent (1979), nous admettons la nécessité de séparer les Microhylidae dans une superfamille distincte des Ranoidea : celle des Microhyloidea, et de considérer cette dernière comme un phylum primitif des Neobatrachia que la disposition firmisterne de la ceinture scapulaire rapproche de celui des Ranoidea.

Source : MNHN, Paris

2. FAMILLE DES MICROHYLIDAE.

Les critères diagnostiques de la famille des Microhylidae sont typiquement : un sphénethmoïde divisé, un appareil hyo-laryngé de type microhylide (Trevawas, 1933), une diapophyse sacrée dilatée, des replis transversaux sur le palais, un cycle de reproduction comportant soit un têtard à spiracle médian, dépourvu de papilles labiales, de bec et de denticules cornés, soit un développement direct ou semi-direct, sous la garde d'un parent.

Les représentants malgaches de cette famille se repartissent dans les trois sous-familles suivantes :

les Scaphiophryninae, en accord avec l'opinion de Guibé (1956) et à l'encontre de la proposition de Laurent (1951) suivie par Savage (1973) de les inclure dans les Hyperoliidae (Blommers-Schlösser, 1975) ; les Dyscophinae et les Cophylinae.

2.1. La sous-famille des Scaphiophryninae, endémique à Madagascar, présente l'ensemble des caractères de la famille à l'exception de deux d'entre eux : le sphénethmoïde est de grande taille, non divisé ; les têtards sont intermédiaires entre, d'une part, un têtard classique et, d'autre part, soit celui des autres Microhylidae (g. *Scaphiophryne*), soit un têtard typiquement microhylide (g. *Paradoxophyla*). La colonne vertébrale est diplasiocoele, le vomer est entier. On n'observe ni dents maxillaires, ni dents vomériennes. La ceinture scapulaire est complète dans le genre *Scaphiophryne* ou réduite par perte de l'omosternum et atrophie de l'arc procoracoïde-claviculaire dans le genre *Paradoxophyla*. Cette tendance, caractéristique et polyphylétique, se manifeste dans les différentes sous-familles et plusieurs genres de Microhylidae.

2.2. Dans la sous-famille des Dyscophinae, le genre *Dyscophus*, le plus primitif, n'a de représentants qu'à Madagascar. Il possède tous les caractères microhylides mais, argument très important, le têtard de *Dyscophus* est pourvu d'un bec corné rudimentaire (Blommers-Schlösser, 1980). Il apporte la preuve, tout comme celui des espèces du genre *Scaphiophryne*, que les têtards microhylides sont dérivés d'un têtard de morphologie classique.

Dyscophus est caractérisé par une ceinture scapulaire complète, un vomer de grande dimension, non divisé, et denté ; les dents maxillaires sont présentes aussi. La colonne vertébrale est diplasiocoele.

Cette sous-famille regroupe deux autres genres asiatiques d'Indo-Malaisie : *Caluella* Stoliczka, 1872 et *Colpoglossus* Boulenger, 1904. Ces deux genres, dont la mise en synonymie a été proposée par Inger (1966), furent exclus des Dyscophinae et intégrés aux Asterophryninae par Savage (1973).

La description du têtard de *Dyscophus* (Blommers-Schlösser, 1975) a permis de réfuter cette conception et de revalider l'opinion de Parker (1934). Le têtard microhylide de *Dyscophus* est identique à celui des deux genres asiatiques à têtard libre tandis que les Asterophryninae ont une ponte à développement direct sous la garde d'un parent. La sous-famille des Dyscophinae ne peut donc plus être considérée comme endémique à Madagascar.

2.3. La sous-famille des Cophylinae, endémique à Madagascar, est caractérisée par une colonne vertébrale procoele, un vomer divisé, un développement larvaire

Source : MNHN, Paris

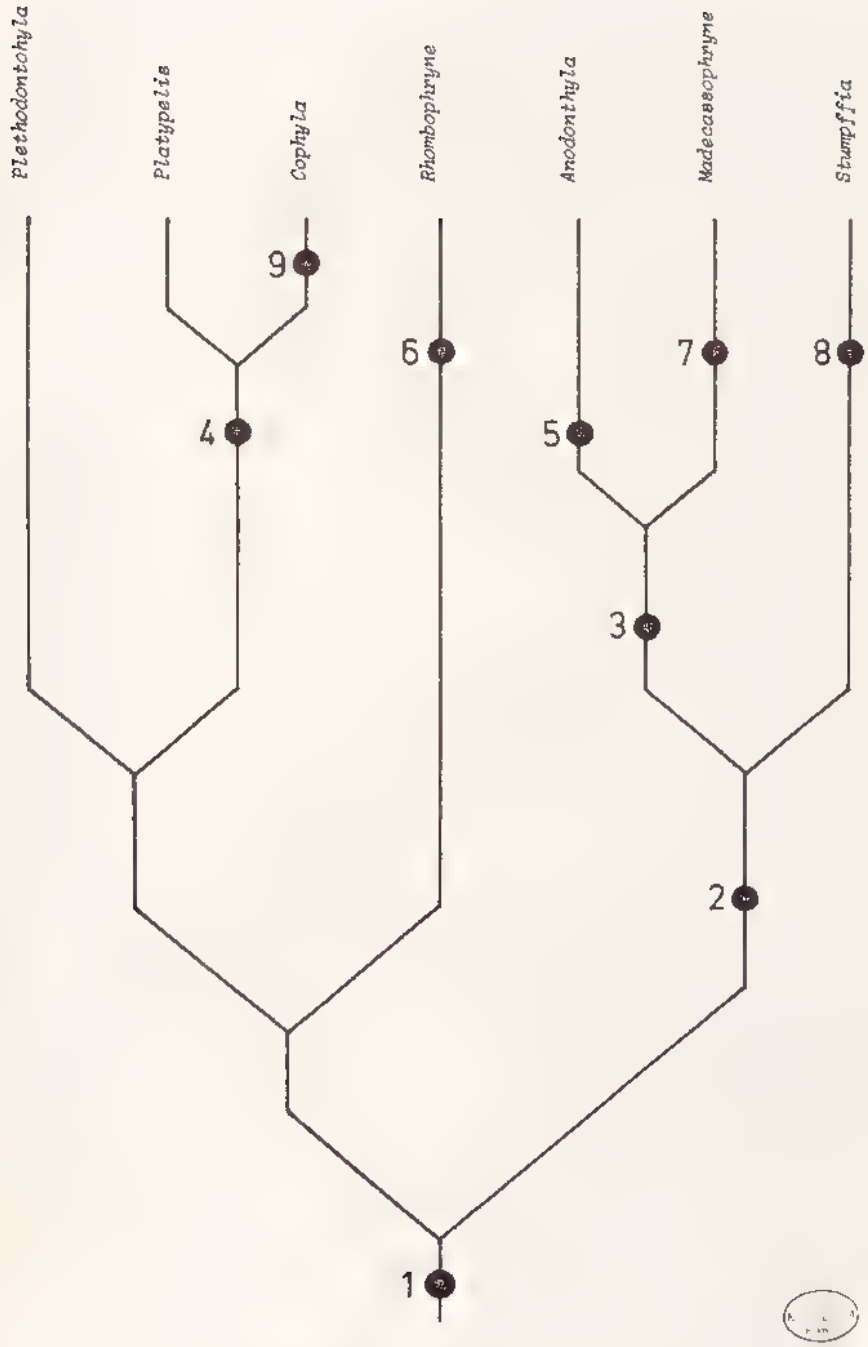


Fig. 149 : Relations phylogénétiques entre les divers genres de Cophylinae (Microhylidae)

Source : MNHN, Paris

semi-direct et une tendance adaptative à l'arboricolie. Comme dans toutes les lignées de Microhylidae, se manifestent les tendances suivantes : perte des dents maxillaires et vomériennes, réduction du prévomer, perte de l'omosternum, réduction et perte de la clavicule et réduction du coracoïde. Signalons à ce propos, qu'il paraît peu vraisemblable que *Madecassophryne* (*M. truebae*) ne possède pas de coracoïde (Guibé, 1974) alors que l'omosternum est présent.

Le genre le plus primitif semble être *Plethodontohyla* qui conserve un vomer de grande taille, divisé et pourvu de dents, des dents maxillaires et un coracoïde : la clavicule est soit entière, soit réduite, parfois même absente ; quelques espèces possedent des disques digitaux faiblement élargis. La tendance à l'élargissement des disques des doigts et des orteils s'exprime pleinement dans le g. *Platypelis*. Ce genre partage avec le g *Plethodontohyla* de nombreux caractères ostéologiques, à tel point que la validité de sa distinction générique est discutable.

Le genre *Cophyla* dérive du g. *Platypelis* : il s'en distingue par la fusion des processus postchoanaux du vomer.

Le genre *Rhombophryne* paraît issu d'une forme fouisseuse de *Plethodontohyla*. Il a perdu les dents maxillaires et a acquis des barbillons à l'extrémité du museau.

Un second phylum pourrait rassembler les genres *Stumpffia*, *Anodonthyla* et *Madecassophryne*. Dans ces trois genres, les dents vomériennes sont absentes. Le prévomer est divisé mais réduit chez *Stumpffia* ; sa partie post-choanale a disparu chez *Anodonthyla* et *Madecassophryne*. Seul *Anodonthyla* possède des dents maxillaires. La ceinture scapulaire est plus ou moins complète dans les deux genres *Anodonthyla* et *Stumpffia*, réduite chez *Madecassophryne*.

Stumpffia est caractérisé par une atrophie des doigts et des orteils ; *Anodonthyla* présente des disques bien dilatés et un humérus caractéristique chez les mâles, tandis que *Madecassophryne* possède des doigts et des orteils obtus.

Le caryotype 2n 26, avec des chromosomes méta- ou submétacentriques, observé chez les Scaphiophryninae et les Dyscophinae représente probablement l'idiogramme de base des Cophylinae (Blommers & Blanc, 1972 ; Blommers-Schlösser, 1976). Le caryotype d'*Anodonthyla* est le plus voisin du caryotype fondamental ; ceux de *Plethodontohyla* et de *Platypelis* sont très proches avec la présence d'une grande paire de chromosomes subtélocentriques et, pour quelques espèces, de plusieurs paires de petits acro- ou subtélocentriques (Blommers-Schlösser, 1976). L'étude cytogénétique d'autres genres de Cophylinae apporterait d'utiles précisions. Toutefois, nos résultats initiaux confirment l'hypothèse de Bogart (1981) sur l'existence d'une variabilité cytogénétique, concernant surtout les chromosomes télocentriques, entre espèces manifestant une tendance adaptative à l'acquisition d'un développement terrestre

L'arbre phylogénétique le plus logique (fig. 149) est basé sur les 9 caractères suivants :

1. Développement larvaire semi-direct ; colonne vertébrale procoele ; vomer divisé.
2. Perte des dents vomériennes ; réduction des os du prévomer.
3. Perte de la partie postchoanale du prévomer.
4. Disques des doigts et des orteils bien dilatés.
5. Disques des doigts et orteils bien dilatés ; humérus caractéristique chez le mâle.

Source : MNHN, Paris

6. Perte des dents maxillaires ; développement de barbillons.
7. Perte des dents maxillaires et de la clavicule.
8. Perte des dents maxillaires et réduction des doigts et orteils.
9. Fusion des parties postchoanales du prévomer.

Il est peu probable que *Stumpffia, Anodonthyla* et *Madecassophryne* dérivent directement de *Plethodontohyla* car *Stumpffia* et *Anodonthyla* possèdent une ceinture scapulaire plus primitive que la plupart des espèces de ce genre et, en outre, le caryotype d'*Anodonthyla* semble plus primitif. La perte des dents vomériennes a dû accompagner, sinon précéder, la réduction ou la disparition des parties post-choanales du prévomer. L'anatomie du genre *Stumpffia* prouve que le prévomer original était divisé et non simplement réduit, contrairement à l'opinion de Noble & Parker (1926) qui n'avaient, d'ailleurs, pas inclus le genre *Stumpffia* dans leur discussion.

Ces considérations montrent que, à Madagascar, l'ensemble des Microhylidae se distribue entre, d'une part, des formes relictes : les Scaphiophryninae et le genre *Dyscophus* (Dyscophinae) et, d'autre part, les Cophylinae qui, en relation avec un long isolement insulaire, ont développé une remarquable radiation adaptative.

3. SUPERFAMILLE DES RANOIDEA.

Quatre familles sont représentées à Madagascar : les Hyperoliidae, les Mantellidae, les Rhacophoridae et les Ranidae (qui ne comptent qu'une espèce endémique). La conception de Griffiths (1963) de regrouper les trois premiers taxa dans une même famille des Rhacophoridae n'est pas, en accord avec la plupart des auteurs, retenue dans cet ouvrage.

3.1. Famille des **Hyperoliidae.**

En 1943, Laurent délimite, au sein de la famille des Ranidae, une sous-famille des Hyperoliinae sur la base des différences importantes qui les distinguent des Rhacophorinae · absence de style osseux du métasternum ; troisième carpien et deuxième tarsien libres. En 1951, cet auteur crée la famille des Hyperoliidae, avec trois sous-familles : Astylosterninae, Arthroleptinae et Hyperoliinae, conception taxonomique qu'il maintient en 1980.

Liem (1970), Dubois (1981) et Drewes (1984) réservent à la seule sous-famille des Hyperoliinae (*sensu* Laurent) un rang familial, estimant que ce taxon est monophylétique. Nous partageons cette opinion. Mais les caractères considérés comme spécifiques des Hyperoliidae (ou Hyperoliinae de Laurent) diffèrent selon les auteurs

Pour Laurent (1951), et nous nous rangeons à sa position, l'absence de style osseux du métasternum et l'existence d'un troisième carpien et d'un deuxième tarsien libres sont des caractères plésiomorphes. Par contre, Drewes (1984) estime que l'organisation du carpe et du tarse serait un caractère pédomorphique. Un consensus s'est établi, toutefois, pour interpréter la présence d'un cartilage intercalaire entre les deux phalanges distales comme un caractère synapomorphe.

En définitive, la famille des Hyperoliidae dérive, très probablement, par l'intermédiaire d'un stock Astylosternide, d'une souche ranoïde assez primitive, en Afrique.

Source · MNHN, Paris

Les plus primitifs des Ranoidea sont, en effet, africains. Cette famille s'est diversifiée sur ce continent où elle compte 12 genres ; elle a colonisé, peut-être plus tardivement, les Seychelles (1 genre : *Tachycnemis* Fitzinger, 1843) et Madagascar, avec 1 genre également (*Heterixalus*).

Le genre *Heterixalus* est morphologiquement proche du g. *Hyperolius* Rapp, 1842. De plus, dans ces deux genres, le caryotype, 2n = 24, est très voisin (Bogart & Tandy, 1981).

3.2. Famille des **Ranidae.**

Dans la lignée Ranine (voir p. 126), la sous-famille des Raninae, seule représentée à Madagascar, est la plus primitive. En son sein, le g. *Tomopterna* est, lui-même, le plus primitif. Ce genre, à caryotype 2n = 26, constitué de chromosomes méta- ou submétacentriques, appartient à un rameau indépendant des autres genres actuels (Clarke, 1981).

Ptychadena est un genre plus évolué, à caryotype 2n = 24, représenté à Madagascar par une espèce non endémique en ce pays.

3.3. Famille des **Mantellidae.**

Les principales conceptions concernant ce taxon sont les suivantes :

— En 1946, Laurent crée la sous-famille des Mantellinae. Il associe aux représentants malgaches, un genre monospécifique de l'Inde, *Pseudophilautus* Laurent, 1943.

— En 1970, Liem propose de rassembler dans la nouvelle famille des Rhacophoridae deux sous-familles : les Mantellinae et les Rhacophorinae (*sensu* Laurent).

— Cette conception est réfutée par Laurent (1979), qui maintient Rhacophorinae et Mantellinae dans la famille des Ranidae.

— Nous estimons, ici, que, compte-tenu de la diversité de ses affinités, ce taxon mérite d'être élevé à un rang familial. En effet :

(*a*) Ses représentants ont en commun de nombreux caractères morphologiques avec quelques espèces, parmi les plus primitives, de Phrynobatrachinae, rangées dans la famille des Ranidae : carpe semblable à celui de *Natalobatrachus* Hewit & Methuen, 1913 et *Petropedetes* Reichenow, 1874 (voir g. *Mantidactylus*, p. 139) ; deuxième tarsien libre ; disques dilatés, présence de glandes fémorales. De plus, l'existence d'inversions péricentriques similaires plaident en faveur d'un rapprochement phylogénétique entre les Mantellidae et quelques espèces de Phrynobatrachinae.

(*b*) Par ailleurs, les Mantellidae ont des cartilages intercalaires entre les deux dernières phalanges ; ceci les oppose aux Phrynobatrachinae et les rapproche des Rhacophoridae.

(*c*) Par contre, leur tarse à 3 os les oppose aux Rhacophoridae (tarse à 2 os).

(*d*) Enfin, les Mantellidae possèdent des caractéristiques uniques dans les modalités de leur reproduction, associées avec un développement extensif des glandes fémorales.

Les trois genres endémiques *Laurentomantis, Mantidactylus* et *Mantella* constituent des rameaux évolutifs largement indépendants, sans qu'il soit possible de dégager entre eux des modalités de dérivation directe.

Source MNHN, Paris

— *Laurentomantis* est un genre relicte, à distribution restreinte et de biologie mal connue. Il semble hautement spécialisé : tête volumineuse, téguments rugueux, doigts et orteils libres. L'omosternum, entier, est plus primitif que chez les deux autres genres. Il partage, avec le g. *Mantidactylus*, la conservation de dents maxillaires.

— *Mantidactylus* a produit une radiation spécifique considérable Son monophylétisme est douteux et sa subdivision en dix groupes d'espèces a été proposée, reflétant une grande variabilité dans les caryotypes. Le caryotype 2n 26, avec tous les chromosomes méta- ou submétacentriques, semble fondamental pour le phylum Ranine-Phrynobatrachine. Il se retrouve dans les espèces de *Mantidactylus* des groupes : *depressiceps*, *argenteus*, *pulcher* et *guttulatus*. Des inversions péricentriques (chromosomes télocentiques) s'observent dans les groupes : *redimitus*, *granulatus*, *albofrenatus* et *lugubris*, qui ont conservé un caryotype 2n 26 chromosomes Par contre, les *Mantidactylus* des groupes *ulcerosus* et *aglavei* ont un caryotype dérivé 2n = 24.

Dans le g. *Mantidactylus*, les dents maxillaires sont présentes et les orteils sont normalement palmés ainsi que, parfois, les doigts.

— *Mantella* est un genre spécialisé, à coloration aposématique rappelant les Dendrobatidae. L'appareil hyoïdien est plus évolué que dans le g *Mantidactylus* , le caryotype 2n = 26 est conforme au caryotype fondamental. Les doigts et les orteils sont libres ; les dents maxillaires ont été perdues.

La position du g. *Pseudophilautus* n'est pas connue. Son étude serait particulièrement instructive.

L'origine de ce taxon paraît devoir être recherchée au voisinage d'une souche phrynobatrachoïde relativement primitive. Il est possible que les Mantellidae aient eu jadis une aire de répartition bien plus vaste. Madagascar, où ils ont produit une radiation adaptative explosive, aurait joué le rôle de refuge insulaire en les mettant à l'abri de la concurrence de Grenouilles plus évoluées. Hors de ce pays, on ne trouve qu'une espèce relicte en Inde : *Pseudophilautus temporalis* (Günther, 1864).

3.4. Famille des **Rhacophoridae.**

Les Rhacophoridae ont un tarse plus évolué que celui des Mantellidae : les deuxième et troisième tarsiens sont fusionnés ; ils sont dépourvus de glandes fémorales et leur amplexus est axillaire. Il apparaît donc peu probable qu'ils soient à l'origine des Mantellidae. Il est plausible, par contre, qu'ils dérivent d'une souche mantellide très primitive.

Deux genres endémiques sont représentés à Madagascar : *Aglyptodactylus*, monospécifique, et *Boophis*, diversifié en 28 espèces réparties en 7 groupes.

— *Aglyptodactylus* est un genre plus primitif que le g. *Boophis* par sa colonne vertébrale et son appareil hyoïdien. Mais, par ailleurs, il est très spécialisé : exclusivement terrestre et pourvu de disques non dilatés, avec un sillon circulaire incomplet.

— *Boophis*, par contre, est, selon notre conception, un arboricole primaire, muni de disques dilatés, entourés par un sillon complet.

Il est intéressant de noter que ces deux genres, considérés comme primitifs parmi les Rhacophoridae, pondent leurs œufs en milieu aquatique, contrairement aux autres représentants de leur famille ainsi qu'aux Mantellidae. Cette particularité commune nous semble un caractère dérivé, corrélatif de l'occupation d'une niche

Source : MNHN, Paris

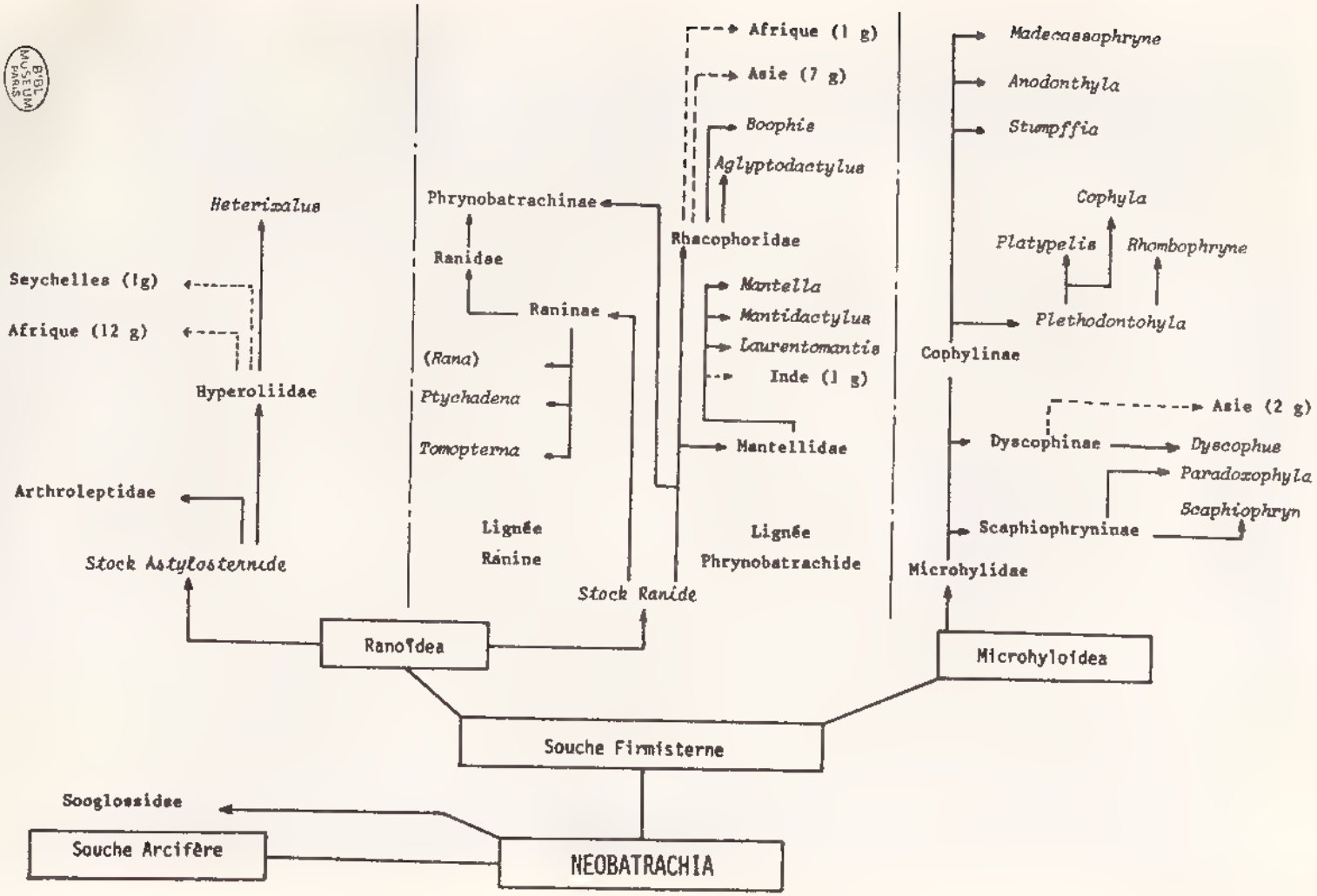


Fig. 150 : Relations phylogénétiques entre les différents genres d'Amphibiens malgaches

BIBL. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

nouvelle, presque libre à Madagascar, en raison de l'absence de Bufonidae et de la faiblesse extrême du peuplement en Ranidae : le seul genre, *Tomopterna*, est limité à la partie Ouest du pays.

De plus, les deux genres ont un caryotype 2n = 26 constitué de chromosomes méta- et submétacentriques. Cependant, dans le g. *Aglyptodactylus*, ne s'observe pas la différence de longueur entre les chromosomes des paires 5 et 6 présente chez toutes les espèces de *Boophis* étudiées sauf *B. tephraeomystax*. Or, précisément, *Aglyptodactylus madagascariensis* et *Boophis tephraeomystax* possèdent une quantité d'ADN nucléaire particulièrement faible, respectivement 6.1 et 7.2 pg pour le génôme diploïde, soit, pour *B. tephraeomystax*, 80 % du génôme moyen des 7 autres espèces de *Boophis* analysées. Cette faiblesse, liée à un développement larvaire plus rapide est corrélative de l'occupation des régions occidentales et méridionales dont nous verrons (chapitre 4) qu'elles sont caractérisées, notamment, par une longue et rigoureuse saison sèche, incompatible avec la survie des têtards.

Toutefois, en dépit de leurs similitudes, ces deux taxa constituent des rameaux indépendants par suite des différences morphologiques de leur squelette et de leur idiogramme.

Le centre d'origine des Rhacophoridae pourrait être situé dans la partie orientale du Gondwana. Cette famille compte actuellement sept genres en Asie, deux à Madagascar et un, d'arrivée vraisemblablement récente, en Afrique : *Chiromantis* Peters, 1854.

Conclusion. — La figure 150 indique la position phylogénétique de tous les genres d'Amphibiens présents à Madagascar.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE 2

CARACTÉRISTIQUES ZOOGÉOGRAPHIQUES DE LA FAUNE MALGACHE DES AMPHIBIENS

Les positions systématiques que nous avons explicitées dans le premier chapitre, nous permettent de dégager les particularités essentielles au plan biogéographique, du peuplement de Madagascar en Amphibiens.

1. ENDEMISME

Les taux d'endémisme s'établissent comme suit :

1.1. — AU NIVEAU SPÉCIFIQUE.

131 espèces sont endémiques sur les 133 retenues dans cet ouvrage, soit un taux d'endémisme spécifique de 98,5 %. Parmi les deux seules espèces non endémiques, *Ptychadena mascareniensis* est d'indigénisation considérée unanimement comme récente et *Rana tigerina* résulte d'une introduction volontaire au début du siècle. Abstraction faite de cette dernière espèce, le taux d'endémisme spécifique dépasse 99 % ; elle ne sera d'ailleurs plus prise en compte pour la suite.

1.2. — AU NIVEAU GÉNÉRIQUE.

15 genres sur 17 sont endémiques ; le taux d'endémisme générique s'établit à 88 %. Outre *Ptychadena* d'Afrique, de Madagascar et des Mascareignes, *Tomopterna* est un genre africano-indien.

1.3. — AU NIVEAU SUBFAMILIAL ET FAMILIAL.

Seules deux sous-familles de Microhylidae, les Scaphiophryninae et les Cophylinae, sont endémiques sur les 7 familles et sous-familles représentées à Madagascar, soit un taux d'endémisme de 29 %.

Aucune famille n'est endémique, les Mantellidae associant aux nombreuses formes malgaches une espèce relicte en Inde du genre *Pseudophilautus*.

2. PAUVRETÉ DE FOND ET DYSHARMONIE DE COMPOSITION.

La faune amphibienne malgache n'est constituée que d'Anoures (Salientia) évolués, ou Neobatrachia, appartenant à deux phylums proches de la même souche firmisterne : les Microhyloidea et les Ranoidea.

Chacun d'eux ne renferme qu'un petit nombre de lignées de rang familial ou infra-familial, manifestant une grande diversité dans leurs richesses taxonomiques.

Les familles et sous-familles suivantes sont représentées par :

— 1 genre : 1 famille, Hyperoliidae (Hyperoliinae).
— 2 genres : 2 familles, Rhacophoridae et Ranidae (Raninae).
— 3 genres : 1 famille, Mantellidae.
— 10 genres : 1 famille, Microhylidae, se répartissant respectivement en 2, 1 et 7 genres dans les 3 sous-familles des Scaphiophryninae, Dyscophinae et Cophylinae.

Source : MNHN, Paris

La liste suivante résume la répartition intragénérique.

genre à 1 espèce	7	(4 Microhylidae, 2 Ranidae, 1 Rhacophoridae)
genre à 3 espèces	4	(3 Microhylidae, 1 Mantellidae)
genre à 5 espèces	2	(1 Microhylidae, 1 Mantellidae)
genre à 7 espèces	1	(Hyperoliidae)
genre à 8 espèces	1	(Microhylidae)
genre à 12 espèces	1	(Microhylidae)
genre à 28 espèces	1	(Rhacophoridae)
genre à 48 espèces	1	(Mantellidae)

De telles répartitions reflètent une intense diversification dans la sous-famille des Cophylinae (Microhylidae) et dans un (ou deux) genres de Mantellidae, de Rhacophoridae, de Microhylidae et d'Hyperoliidae ; elles ont été mises en évidence chez les Reptiles (Blanc, 1972) et, d'une façon plus générale, dans plusieurs ordres de Vertébrés et de nombreux Invertébrés (Paulian, 1961).

Cette pauvreté de fond est, de plus, corrélative d'une dysharmonie de composition avec les continents riverains de l'Océan Indien, Afrique, Inde, Extrême-Orient et Australie, marquée par des lacunes de rang familial et des disparités flagrantes dans les diversités de rang générique.

On peut noter l'absence de Caeciliens (Gymnophiona) représentés aux Seychelles par les genres *Hypogeophis, Grandisonia* et *Praslinia* et, parmi les Anoures, celle, par exemple, des :

— Bufonidae : Afrique, Inde, Asie ;
— Hemisidae : Afrique ;
— Myobatrachidae et Pelodryadidae : Australie ;
— Sooglossidae : Seychelles.

Signalons que cette petite famille isolée, paléoendémique de Neobatrachia, qui ne comprend que 3 espèces de très petite taille, a été rapprochée du g. *Mantidactylus* (Morescalchi, 1981 b). L'étude des caryotypes (Blommers-Schlösser, 1978) met en évidence des affinités avec les Myobatrachidae. Leur développement direct est probablement en relation avec le climat perhumide de la forêt dense ombrophile où elles vivent.

Les Hyperoliidae comptent 12 genres en Afrique et 1 seul à Madagascar ; les Rhacophoridae sont beaucoup plus diversifiés en Asie (7 genres) qu'à Madagascar (2 genres).

3. AFFINITÉS DU PEUPLEMENT.

Elles s'établissent avec :

(*a*) l'Afrique, par la famille des Hyperoliidae et l'espèce *Ptychadena mascareniensis.*

(*b*) l'Asie, par :

— les Mantellidae représentés par 3 genres à Madagascar et 1 g. monospécifique en Inde ;

— les Dyscophinae avec 1 genre à Madagascar, 2 g. en Asie.

(*c*) l'Afrique et l'Asie, par :

— les Rhacophoridae avec 2 genres à Madagascar, 7 g. en Asie et 1 g. en Afrique ;

Source : MNHN, Paris

— le g. *Tomopterna* connu aussi d'Afrique et de l'Inde.

(*d*) l'Afrique, l'Amérique et l'Asie, y compris la Nouvelle-Guinée, par les Microhylidae (les espèces australiennes sont considérées comme issues de formes néo-guinéennes).

Les réelles affinités asiatiques des Amphibiens malgaches ont été soulignées par de nombreux auteurs. Elles ne traduisent cependant qu'une situation actuelle, instantanée, du peuplement et furent souvent confondues avec la notion, différente, de l'origine du peuplement.

4. ORIGINE DU PEUPLEMENT.

Il résulte de la discussion sur les affinités systématiques (chapitre 1) que l'origine la plus probable, dans l'état actuel de nos connaissances, est double ; gondwanienne et africaine.

4.1. Origine gondwanienne, surtout nord-orientale (Afrique, Madagascar, Inde) :

4.1.1. — Mantellidae

A une époque où le continent australien devait être largement séparé de l'Afrique, et de l'Amérique du Sud, les Mantellidae se sont différenciés à partir d'une lignée Phrynobatrachide. Cette lignée a donné, en Afrique, les Phrynobatrachinae représentés par quelques genres paucispécifiques relictes, isolés en Afrique du Sud et en Afrique de l'Ouest, à aire de distribution réduite et à habitat rupicole, en forêts denses, humides, ainsi que par des genres plus évolués, adaptés à la vie savanicole. L'ouverture du canal de Mozambique et de l'Océan Indien nord-occidental a dû isoler une partie du stock originel des Mantellidae. Leurs descendants se sont éteints en Afrique ; ils ont donné à Madagascar, une des plus riches radiations adaptatives de toute la faune des Amphibiens et ne subsistent plus en Inde que par un genre monotypique relictuel.

4.1.2. — Ranidae

Le genre *Tomopterna* a vraisemblablement, à partir du stock Ranide, la même origine biogéographique.

4.1.3. — Microhylidae

La phylogénie des Microhylidae, compte-tenu de leur ancienneté et de leur immense distribution passée, reste mal connue. Néanmoins, quelques considérations d'ordre zoogéographique peuvent être dégagées, concernant la sous-famille des Cophylinae.

La réduction des éléments squelettiques du crâne et de la ceinture scapulaire étant polyphylétique dans cette famille, nous considérerons les modalités du développement larvaire.

Dans un premier phylum, regroupant les Scaphiophryninae, les Dyscophinae (présents également en Asie), les Microhylinae (asiatiques) et les Phrynomerinae (africains), le développement s'effectue en milieu aquatique : le têtard est typiquement microhylide, sauf chez les Scaphiophryninae qui ont une larve intermédiaire entre un têtard classique avancé et un têtard microhylide qui, lui-même, en dérive. Ce premier

BIBL DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

phylum, plus ancien, possède des représentants en Amérique du Sud : les Microhylinae (Parker, 1934) considérés récemment, par Laurent (1980 b : 413), comme une sous-famille nouvelle : les Gastrophryninae.

Dans le second phylum, le développement embryonnaire est prolongé, semi-direct ou direct : chez les Hoplophryninae, le têtard possède un spiracle médian ; chez les Cophylinae, le têtard est dépourvu de spiracle ; chez les Asterophryinae, l'éclosion intervient au stade juvénile à queue non encore régressée, tandis que chez les Brevicipitinae, à l'éclosion, l'appendice caudal est résorbé.

Dans ce second phylum, plus évolué, les Hoplophryninae représentent probablement la sous-famille la plus primitive, en raison de leur distribution restreinte en Afrique et en Inde et des caractéristiques larvaires : la persistance d'un spiracle en position médiane, qui en fait un têtard typiquement microhylide, et l'acquisition d'un développement embryonnaire prolongé. En effet, l'existence de caractères morphologiques internes, identiques chez un têtard microhylide, y compris celui des Scaphiophryninae et chez un embryon de *Gastrotheca* à développement direct, montre que ce stade évolutif est l'aboutissement d'un développement embryonnaire retardé à l'extrême (Wassersug, 1984).

Ces considérations permettent de concevoir que les Cophylinae puissent être dérivés d'une souche Hoplophrynide primitive, isolée à Madagascar où ils ont donné une remarquable radiation.

Cette radiation est parallèle à celles produites par les Asterophryinae dans la région orientale, en Nouvelle-Guinée notamment, et par les Brevicipitinae en Afrique.

Chacune de ces sous-familles a acquis un retard croissant du stade d'éclosion larvaire. La formule chromosomique plaide en faveur du sens de cette évolution. Le caryotype probablement fondamental, 2n = 26, est représenté dans toutes les sous-familles à l'exception des Brevicipitinae qui, avec 2n = 24, seraient apomorphes. En conséquence, nous retiendrons que les genres primitifs de Microhylidae possèdent 26 chromosomes et les genres dérivés, un nombre différent, en général inférieur (2n = 24 ou 2n = 22).

La position des Cophylinae dans le second phylum, leur dérivation possible à partir des Hoplophryninae, situerait leur origine dans la branche septentrionale et orientale du Gondwana : Afrique + Madagascar + Inde, tout comme les Mantellidae et le g. *Tomopterna*.

4.1.4. — **Rhacophoridae**

Dans la partie orientale de l'Est-Gondwana (Madagascar + Inde), les Rhacophoridae se sont différenciés à partir des Mantellidae. A leur riche diversification générique en Inde et, au-delà, en Asie, après sa jonction avec ce continent, s'opposent les deux genres primitifs de l'Est malgache : *Aglyptodactylus*, monospécifique et *Boophis* qui s'est diversifié en 28 espèces. Le genre africain *Chiromantis* Peters, 1854 est considéré comme d'arrivée plus récente.

4.2. — ORIGINE AFRICAINE :

Elle concerne des éléments récents : les Hyperoliidae et *Ptychadena*.

Cette analyse montre, en définitive, que les affinités asiatiques actuelles occultent l'origine de la faune malgache fondamentalement africaine et est-gondwanienne (au maximum indienne).

Source : MNHN, Paris

5. HÉTÉROCHRONISME DU PEUPLEMENT.

Il nous est possible maintenant de retracer les étapes majeures de la mise en place du peuplement actuel de Madagascar en Amphibiens, avec l'avantage exceptionnel, au moins parmi les Vertébrés, de pouvoir distinguer entre un peuplement initial et des invasions aléatoires ultérieures.

5.1. — Avant ou au cours de ces stades initiaux de la dislocation du secteur nord-oriental du Gondwana : cette étape est marquée par l'extension des Microhylidae archaïques entraînant la différenciation des Scaphiophryninae et, très vraisemblablement, celle des Dyscophinae, puisque le genre le plus primitif, *Dyscophus*, est un endémique malgache.

Sauf dans l'hypothèse d'une incompatibilité éventuelle d'habitat, cette étape a dû être postérieure à l'isolement du bloc australien : en contradiction avec l'opinion de Savage (1973), rien ne permet d'affirmer que les Microhylidae soient passés en Australie, leurs représentants actuels dans ce pays étant dérivés récemment de formes néo-guinéennes de la sous-famille des Asterophryinae.

Elle a dû être antérieure ou se situer au début du Crétacé, date de la différenciation des Bufonidae, ou, plus précisément, antérieure à l'arrivée des Bufonidae sur les rivages du jeune Océan Indien.

5.2 — Ensuite, après une séparation relativement marquée du bloc gondwanien nord-oriental d'avec l'Afrique, se seraient différenciés les Mantellidae, le g *Tomopterna* et les Cophylinae. Nous compléterons les arguments rapportés dans le paragraphe 4 : origine du peuplement, par les conclusions de Clarke (1981) : les espèces asiatiques et malgache du g. *Tomopterna* sont plus primitives que celles d'Afrique et en sont nettement différenciées. Le g. *Rana* (s.l.), seul autre genre de Raninae commun à ces trois régions, est bien plus récent, ses aptitudes à la dispersion l'ont rendu cosmopolite.

5.3. — Ultérieurement, les Rhacophoridae se seraient différenciés sur les confins indo-malgaches. Il est à noter, qu'ici encore, les deux genres endémiques à Madagascar sont les plus primitifs.

5.4. — L'arrivée des Hyperoliidae originaires d'Afrique est considérée comme bien moins ancienne. Son extension en Afrique, à Madagascar et aux Seychelles rappelle celle des Chamaeleontidae. Mais, à la différence du genre *Chamaeleo*, sa différenciation à Madagascar (1 genre avec 7 espèces) est beaucoup moins riche qu'en Afrique (12 genres). Le genre malgache *Heteroxalus* est resté très proche du genre africain *Hyperolius*.

5.5. — La date d'arrivée du dernier immigré, venant aussi d'Afrique, *Ptychadena mascareniensis*, est sans doute tardive et sa dispersion vers l'est s'est étendue aux Mascareignes. Nous verrons que son extension considérable à Madagascar a été favorisée par les activités humaines mais une étude plus précise de ses diverses populations insulaires dans l'Océan Indien mériterait d'être entreprise.

Le peuplement aléatoire des Hyperoliidae a pu être favorisé par leur arboricolie. *Ptychadena*, par contre, ne présente pas d'adaptation positive à un transport par radeau flottant mais sa grande fécondité (Razarihelisoa, 1979) est favorable à son indigénisation. Sa dissémination à longue distance ne fut pas entravée par son développement indirect, ce qui ne corrobore pas l'hypothèse selon laquelle la dispersion des Amphibiens serait facilitée par un développement direct ou semi-direct.

Source : MNHN, Paris

L'architecture générale du peuplement de Madagascar en Amphibiens ainsi élaborée permet d'expliquer la richesse en Mantellidae de ce pays. S'il est possible de concevoir que les Hyperoliidae, en Afrique, et les Rhacophoridae, en Asie, aient entraîné le déclin des Mantellidae, il est vraisemblable aussi que leur extinction ait été provoquée, sur ces continents, par la radiation des Ranidae.

Les trois familles des Hyperoliidae, Mantellidae et Rhacophoridae sont fondamentalement adaptées à l'arboricole, mais elles ont parfois donné des formes terrestres, comme *Kassina*, en Afrique. A Madagascar, des formes terrestres nombreuses se sont développées dans les g. *Aglyptodactylus* et *Mantella* ainsi que dans plusieurs groupes d'espèces du g. *Mantidactylus*. Ces adaptations à la vie terrestre paraissent en relation avec la rareté, sur cette île, des formes ranoïdes dépourvues de cartilages intercalaires entre les deux phalanges distales, qui ne sont représentées que par les trois espèces suivantes : *Tomopterna labrosa* unique espèce malgache d'un genre archaïque, à large répartition de l'Afrique à l'Inde, *Ptychadena mascareniensis*, non endémique et d'arrivée tardive, et *Rana tigerina*, introduite de l'Inde au début de ce siècle.

La diversité des formes adaptées à la vie terrestre s'avère, de ce fait, corrélative d'une grande pauvreté en formes spécialisées pour vivre dans les savanes. Ce biotope, riche en Amphibiens en Afrique, n'est peuplé à Madagascar que par quelques *Heterixalus* endémiques, *Tomopterna labrosa* et *Ptychadena mascareniensis* ainsi que les représentants des g. *Scaphiophryne* et *Dyscophus*.

Tableau 2 : Faune des Amphibiens des îles de l'Océan Indien occidental.

Iles	Superficie (km²)	Altitude maximale (m)	Faune des Amphibiens				Observations
			Ordre	Famille	Genre	Espèce	
Seychelles	292	950	Gymnophiona	Caeciidae	*Hypogeophis*	1	
					Grandisonia	5	
			Salientia	Sooglossidae	*Prashinia*	1	
					Sooglossus	2	
			Salientia	Hyperoliidae	*Nesomantis*	1	
					Tachycnemis	1	
Comores	1 914	2 361	Salientia	Mantellidae	*Mantidactylus*	*granulatus*	Mayotte
				Rhacophoridae	*Boophis*	*opisthodon*	Mayotte
Réunion	2 512	3 040	Salientia	Ranidae	*Ptychadena*	*mascareniensis*	introduit ?
				Microhylidae	*Rhombophryne*	*testudo*	Guibé (1978 : 129)
				Bufonidae	*Bufo*	*gutturalis*	introduit
Maurice	1 840	800	Salientia	Ranidae	*Ptychadena*	*mascareniensis*	introduit ?
				Bufonidae	*Bufo*	*gutturalis*	introduit
					Bufo	*marinus*	introduit

Source : MNHN, Paris

6. PROBLÈME DE L'EXISTENCE D'UNE RÉGION MALGACHE.

L'endémisme considérable de la faune malgache a conduit des auteurs, comme Mocquard (1909), Guibé (1948), .., à affirmer l'existence d'une région malgache.

Mais d'autres arguments doivent être pris en considération.

— L'originalité des Amphibiens malgaches se limite surtout aux niveaux spécifique et générique ; il faut souligner que leur endémisme au niveau familial est nul.

— La faune actuelle dérive soit de stocks anciens non exclusivement malgaches mais au moins afro-indo-malgaches, soit de genres ou espèces africains.

— L'ensemble insulaire de l'Océan Indien Occidental n'a aucune unité faunistique. Les taxa suivants sont représentés dans les archipels des Seychelles, des Comores et les îles de la Réunion et de Maurice (tableau 2).

CONCLUSIONS.

Le peuplement de Madagascar en Amphibiens reflète sa double composante : gondwanienne et insulaire. Un long isolement, permanent depuis la fin du Crétacé (Hoffstetter, 1976) sinon du Jurassique supérieur (Mc Elhinny, 1973), en explique les caractéristiques zoogéographiques essentielles, corrélatives des aléas d'une dispersion à longue distance et d'une insularité protectrice :

— endémisme élevé aux niveaux taxonomiques inférieurs ;
— pauvreté de fond ;
— absence d'unité faunistique avec les îles et archipels voisins ;
— dysharmonie de composition avec les continents voisins ;
— conservation de taxa primitifs dans toutes les lignées évolutives ;
— hétérochronisme du peuplement.

Ces caractéristiques ont favorisé le développement progressif de riches radiations adaptatives comme nous pouvons le constater actuellement dans les deux genres *Boophis* et *Mantidactylus* et dans la sous-famille des Cophylinae : ces trois radiations totalisent 93 % des espèces actuelles.

Nous aborderons, maintenant, par l'analyse, d'une part, de leurs répartitions à l'intérieur de l'île et, d'autre part, de leurs adaptations biologiques, les modalités du déploiement de ces radiations et de leur coexistence avec les autres taxa.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE 3

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

L'analyse de la répartition géographique est une pièce maîtresse de toute étude biogéographique. Pour cette analyse, *Ptychadena mascareniensis* (carte 11), espèce non endémique, ubiquiste et largement inféodée aux milieux anthropisés, ne sera pas prise en compte ni, bien évidemment, *Rana tigerina*, espèce importée qui est indigénisée localement dans le Nord-Ouest.

La confrontation sommaire des 30 cartes de répartition restantes montre d'évidentes disparités dans les faunes locales d'Amphibiens.

Dans un premier temps, nous mettrons en évidence les variations de la richesse spécifique, aux plans numérique et taxonomique. Ces variations nous permettront de discuter la validité des subdivisions faunistiques et de définir les grands types de distribution des Amphibiens.

Il sera alors possible, dans un second temps, d'indiquer pour chacun des genres, ou pour chacun des groupes d'espèces dans les genres *Mantidactylus* et *Boophis*, les distributions chorologiques et altitudinales de leurs composants.

En raison de dénivelés localement très forts à Madagascar, l'altitude réelle au point de collecte et celle de la localité utilisée comme référence sont parfois bien différentes. De plus, à une même altitude peuvent correspondre des milieux dissemblables suivant que la récolte a lieu dans un thalweg ou sur une crête. Enfin, une même altitude, à une même latitude, n'a pas le même effet sur les facteurs du milieu si l'on se trouve sur un relief isolé ou au sein d'un complexe montagnard.

Pour toutes ces raisons, les mentions d'altitude — d'ailleurs exceptionnelles — n'ont qu'une valeur très relative ; nous préférons donc à des précisions incertaines et donc l'intérêt biologique peut être illusoire, des indications approximatives (basse, moyenne, haute altitude et montagnarde, en relation avec les reliefs malgaches qui n'atteignent pas 3 000 m et l'existence de l'accident topographique marqué que constitue la grande dorsale Nord-Sud).

Lorsque la falaise se dédouble entre Vavatenina et Anosibe, il est possible d'introduire une information supplémentaire : falaise inférieure et falaise supérieure à la place de moyenne altitude.

Les résultats de cette phase descriptive sont fondamentaux pour amorcer, dans le chapitre 4, une tentative d'explication de la mise en place des peuplements d'Amphibiens à Madagascar, en relation notamment avec leurs caractéristiques biologiques : habitat et mode de développement

1. — SUBDIVISIONS FAUNISTIQUES.

1.1. — VARIATIONS DES RICHESSES SPÉCIFIQUES.

Les 30 cartes de distribution prises en compte ont été établies à partir de localités dont l'emplacement a pu être défini avec une quasi-certitude. Beaucoup de ces localités ne sont citées que pour une seule espèce et leur répartition est très irrégulière, jalonnant souvent d'anciennes pistes ou d'actuelles voies de communication.

Source : MNHN, Paris

Nous avons opté pour leur groupement en 39 stations régionales (tableau 3) Ces stations, dont nous avons le plus souvent une connaissance directe, sont caractéristiques des principaux milieux naturels malgaches (fig. 151)

Pour beaucoup de ces stations, la valeur des richesses spécifiques n'apparaît pas strictement aléatoire par suite de l'imperfection des inventaires faunistiques, mais susceptible d'apporter une valeur estimative — par défaut — du peuplement.

Nous avons délibérément écarté les méthodes de découpage selon un quadrillage car les lacunes dans les recensements et l'inégale répartition des localités ne permettent pas encore de tracer avec certitude les aires de distribution de chaque espèce et, en particulier, de décider si, pour certaines, ces aires sont effectivement disjointes ou continues. N'ayant donc pu utiliser le coefficient de similitude de Baron-Urbani et Buser (1976), nous avons employé le coefficient de communauté (Whittaker, 1970) :

$$C.C. = (Sab)\ (Sa + Sb - Sab)^{-1}$$

où Sab est le nombre d'espèces communes aux stations a et b dont les richesses spécifiques respectives sont Sa et Sb.

TABLEAU 3. — Liste des 39 stations utilisées pour le calcul des coefficients de communauté.

Stations	Nombre d'espèces	Stations	Nombre d'espèces
Ambohimahasoa	32	Itremo-Ibity	15
Ambohitantely	17	Ivohibe	21
Andohahela	9	Majunga	7
Andrangoloaka	14	Mananjary (+ Nosy Varika)	10
Andringitra	28	Mandena - Fort-Dauphin	19
Anjozorobe (+ Andriamena)	5	Mandraka-Moramanga	36
Ankarafantsika	9	Manongarivo (Bas-)	4
Ankaratra (+ Antsampandrano)	20	Marojezy	37
Antalaha-Sambava	7	Montagne d'Ambre	14
Antongil (baie)	10	Morondava	6
Antsingy-Bemaraha	8	Nosy Be (+ Nosy Komba)	16
Bealanana	1	Nosy Mangabe	10
Cap Sainte Marie	2	Périnet	51
Chaînes Anosyennes	39	Tamatave	34
Diégo Suarez	1	Tananarive (+ Angavokely)	10
Extrême-Ouest (Soalala)	6	Tsaratanana (massif du)	14
Ifanadiana	18	Tsimanampetsotsa	3
Ile Sainte-Marie	5	Tuléar	4
Isalo	5	Vondrozo	6
		Zahamena-Betampona	17

RÉSULTATS :

Le maximum d'espèces observées dans une même région est atteint à Périnet avec 51 espèces (39 % des 129 espèces endémiques dont les adultes soient connus). Il est incontestable que le trajet Périnet-Anosibe ait été particulièrement étudié mais, même dans ces localités, nos prospections récentes ont permis de découvrir de nouvelles espèces.

Source : MNHN, Paris

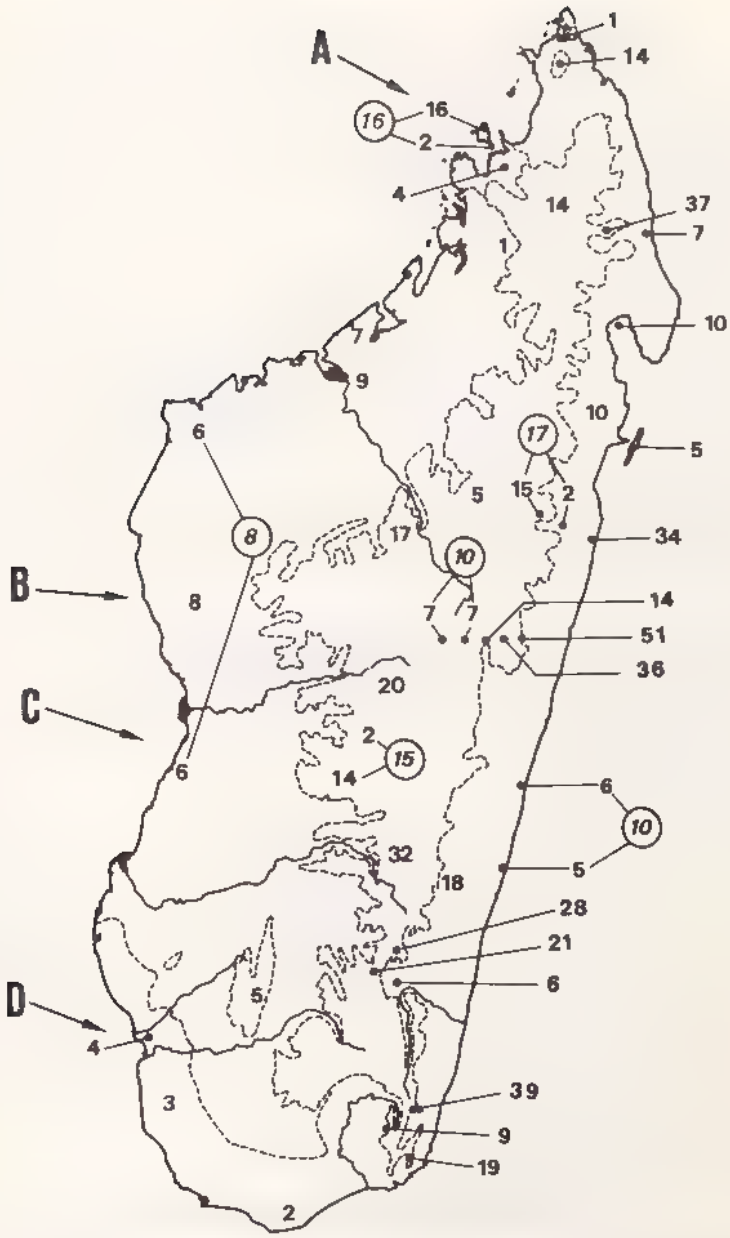


Fig. 151 : Distribution géographique et richesse spécifique des 39 stations utilisées pour le calcul des coefficients de communautés.

Les lettres A à D indiquent la position des 4 transects

Viennent ensuite, avec une richesse spécifique voisine : 39 et 37 espèces, soit 30 % de la faune endémique, les Chaînes Anosyennes et le Marojezy, puis La Mandraka - Moramanga avec 36 espèces.

Au voisinage de 30 espèces, on trouve : la côte orientale médiane : Tamatave

Source : MNHN, Paris

(34), le Sud-Est Betsileo : Ambohimahasoa (32) et l'Andringitra (28) ; de 20 espèces : l'Ivohibe (21), l'Ankaratra (20), Fort-Dauphin-Mandena (19), Ifanadiana (18), de 15 espèces : un axe Nord-Sud pratiquement complet, jalonné par des massifs dont les restes de végétation appartiennent au domaine oriental : la Montagne d'Ambre (14), le massif du Tsaratanana (14), le rebord oriental du lac Alaotra : Zahamena—Betampona (17), la région de Manjakandriana (Andrangoloaka : 14), Nosy Be (16), Ambohitantely (17) et l'Ibity-Itremo (15), on pourrait y adjoindre l'Andohahela dont la faune amphibienne avec 9 espèces est, sans aucun doute relativement sous-évaluée Il en est certainement de même pour le Tsaratanana.

Entre 7 et 10 espèces, se situent les stations de la Côte Est : Antalaha-Sambava (7), Nosy Mangabe, la baie d'Antongil, Mananjary (10) ; les Hautes-Terres : Tananarive-Angavokely (10), Vondrozo (6) et dans l'Ouest : l'Ankarafantsika (9), Majunga (7) et le Bemaraha-Antsingy (8). Les stations des régions côtières occidentales, comptent de 4 à 6 espèces, du Bas-Manongarivo (4) à Tuléar (4) en passant par l'Extrême-Ouest (6), Morondava (6), auxquelles il faut ajouter l'île de Sainte-Marie (5), l'Isalo (5), et Anjozorobe (5).

Dans la partie méridionale, le pays Mahafaly et l'Extrême-Sud, ne comptent respectivement que trois et deux espèces, et dans l'Extrême-Nord, une seule espèce est recensée de Diégo-Suarez et de Bealanana.

Ces variations de richesse spécifique permettent de mettre en évidence l'existence des deux axes suivants :

— Un axe transversal Est-Ouest qui se manifeste de façon très évidente et permanente à toutes les latitudes : nous l'illustrerons par quatre coupes transversales de l'Ile (fig. 152).

— Un axe altitudinal qui intervient dans les massifs montagneux et tout au long de la grande dorsale Nord-Sud.

En apparence, ces variations numériques se superposent assez bien au découpage classique de la Grande Ile en un Secteur au vent, à l'Est, à climat humide et à saisons peu marquées, un Secteur sous le vent, à l'Ouest, à pluviométrie plus réduite et nettement saisonnière, et un Secteur méridional à climat subaride. Les Hautes Terres Centrales, comme pour la phytogéographie, se rattachent par leur richesse spécifique au secteur oriental au vent.

Il reste à tester, par une analyse des coefficients de communauté, la validité et les limites des domaines zoogéographiques proposés ci-dessus et à préciser l'incidence des massifs montagneux et des îles sur le peuplement.

1.2. — Domaines zoogéographiques et leurs subdivisions.

1.2.1. — *Domaine méridional* :

Extrêmement pauvre, avec seulement deux espèces dont une seule commune à tout le Sud, ce domaine est numériquement bien différencié ; nous pouvons y rattacher l'Extrême-Nord, surtout les zones rocheuses de la région de Diégo-Suarez. Tuléar avec quatre espèces (tableau 4) est plus proche du plateau Mahafaly (C.C = 0.40) que de l'Extrême-Sud (C C. = 0.20). Dans ce tableau, les richesses spécifiques stationnelles sont indiquées sur la diagonale, les nombres d'espèces communes dans l'angle supérieur droit et les coefficients de communauté dans l'angle inférieur gauche.

Source : MNHN, Paris

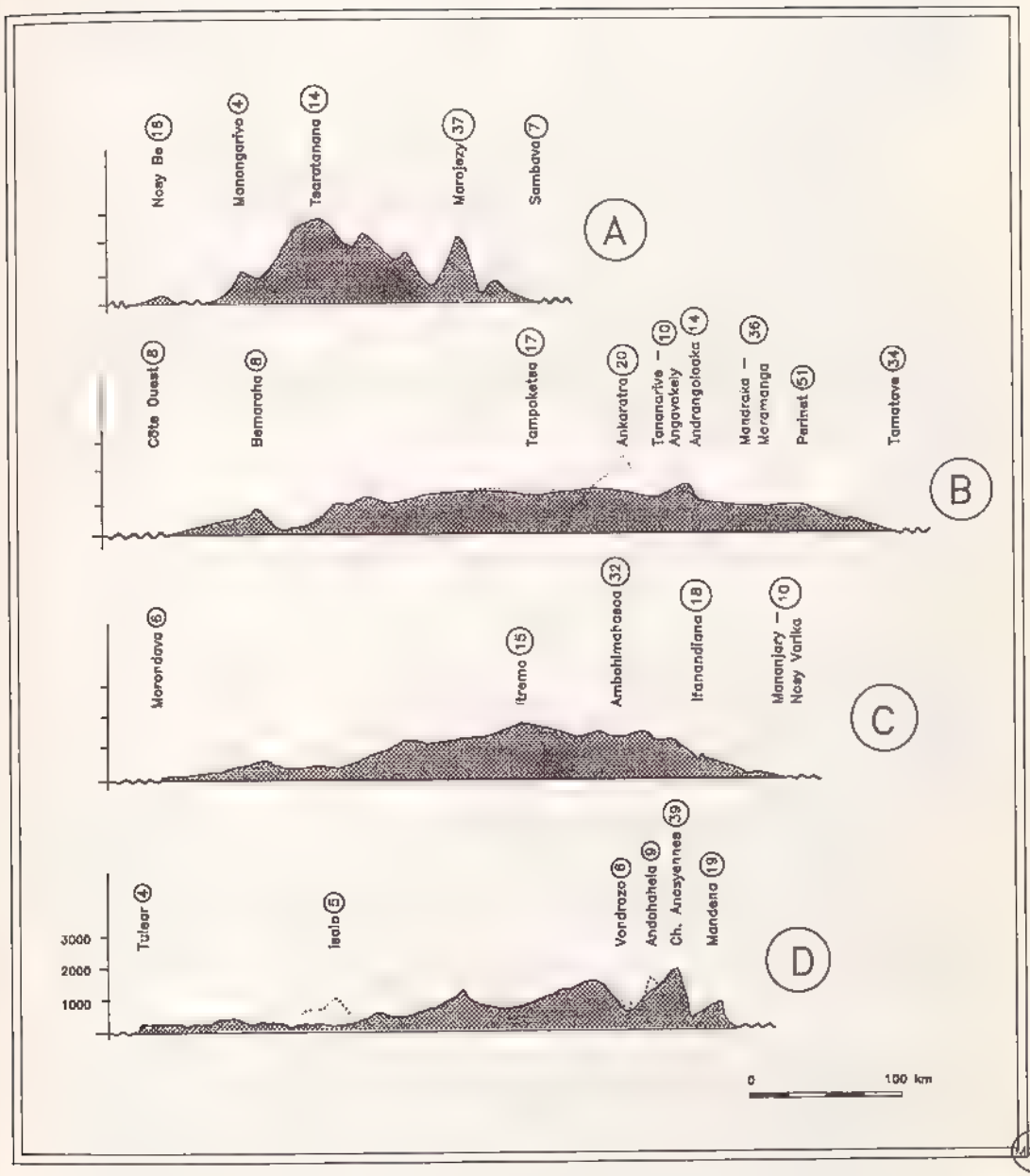


Fig. 152 : Variations des richesses spécifiques en Amphibiens sur 4 coupes transversales de Madagascar

BIBL. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4. — Coefficients de communauté dans le domaine méridional.

	Tuléar	Tsimanampetsotsa	Cap Sainte Marie
Tuléar	4	2	1
Tsimanampetsotsa	.40	3	1
Cap Sainte Marie	.20	.25	2

1.2.2. — *Domaine occidental* :

Nous testerons, par une analyse des coefficients de communauté, l'homogénéité de son peuplement et son indépendance par rapport aux domaines méridional et oriental (tableau 5).

1.2.2.1. — Homogénéité du peuplement.

On dispose de cinq stations soit, du Nord au Sud, Majunga, l'Ankarafantsika, l'Extrême-Ouest, l'Antsingy-Bemaraha et Morondava. Nous y adjoignons Tuléar que sa richesse spécifique place à l'articulation des domaines occidental et méridional.

Le tableau 5 indique la répartition des espèces, le nombre d'espèces communes et les coefficients de communauté.

TABLEAU 5. — Coefficients de communauté dans le domaine occidental.

	Majunga	Ankara-fantsika	Extrême-Ouest	Antsingy	Morondava	Tuléar
Majunga	7	5	4	1	4	3
Ankarafantsika	.45	9	5	2	4	3
Extrême-Ouest	.44	.50	6	1	4	2
Antsingy	.07	.13	.08	8	1	1
Morondava	.44	.36	.50	0	6	4
Tuléar	.37	.30	.25	.10	.67	4

RÉSULTATS

Il apparaît clairement qu'il existe une chaîne d'affinités élevées entre : Majunga et l'Ankarafantsika (C.C. = 0.45), l'Ankarafantsika et l'Extrême-Ouest (C.C. = 0 50), l'Extrême-Ouest et Morondava (C.C. = 0 50) que renforcent des affinités entre Majunga et l'Extrême-Ouest (C C. = 0.44) et entre Majunga et Morondava (C.C. = 0.44).

Ce peuplement, relativement homogène en dépit de sa pauvreté, pourrait être qualifié de "côtier" ou périphérique par opposition au peuplement de l'Antsingy-Bemaraha dont les affinités le rapprochent de celui de l'Ankarafantsika, alors qu'il se différencie nettement des peuplements de l'Extrême-Ouest (C.C. = 0.08) et de Morondava (C.C. = 0).

D'après ces résultats, contrairement à la végétation, il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances, de scinder latitudinalement le peuplement en Amphibiens du domaine occidental. Celui-ci, tout au moins pour la frange des basses plaines, constitue, au contraire, un ensemble homogène.

Source : MNHN, Paris

1.2.2.2. — Relations entre le domaine occidental et le domaine méridional.

La confrontation des tableaux 4 et 5 montre que Tuléar, qui partage des affinités comparables (C C. 0.40, 0.67 et 0.37) avec les stations méridionales du Tsimanampetsotsa et occidentales de Morondava et de Majunga, occupe une situation limitrophe entre ces deux domaines.

1.2.2.3. — Relations entre le domaine occidental et le domaine oriental.

La confrontation des distributions de la faune des Amphibiens dans ces deux domaines climatiques peut être appréciée par l'analyse de deux transects transversaux.

1.2.2.3.1. — Transect médian : Côte Ouest - Tamatave.

Les dix stations retenues correspondent sensiblement à un transect d'Ouest en Est (tableau 6). La faune prise en compte pour la Côte Ouest correspond à l'ensemble des espèces de la région de Morondava et de l'Extrême-Ouest (soit huit espèces).

TABLEAU 6 — Coefficients de communauté le long d'un transect médian d'Ouest en Est.

	Côte Ouest	Antsingy-Bemaraha	Ambohitantely	Ankaratra	Tananarive	Andrangoloaka	Mandraka-Moramanga	Perinet	Zahamena-Betampona	Tamatave
Côte Ouest	8	1	0	0	0	0	0	1	1	3
Antsingy-Bemaraha	.07	8	2	2	0	1	3	3	0	3
Ambohitantely	0	.09	17	6	5	7	7	7	3	5
Ankaratra	0	.08	.19	20	8	7	10	8	2	3
Tananarive	0	0	.23	.36	10	7	5	3	1	1
Andrangoloaka	0	.05	.29	.26	.41	14	8	6	1	1
Mandraka-Moramanga	0	.08	.16	.23	.13	.20	36	28	7	11
Périnet	.02	.06	.12	.13	.05	.11	.50	51	11	18
Zahamena-Betampona	.04	0	.10	.06	.04	.03	.16	.20	17	10
Tamatave	.07	.08	.11	.06	.02	.02	.19	.27	.24	34

L'analyse du tableau 6 met en évidence :

— une coupure très marquée, constatée déjà sur le plan numérique entre le domaine occidental et le domaine oriental qui inclut le Tampoketsa (station d'Ambohitantely) limitrophe (C.C. inférieur à 0.1) ;

— une décroissance régulière, à l'exception des deux zones accidentées de l'Ankaratra et de Zahamena, des coefficients de communauté au fur et à mesure que l'éloignement des deux stations comparées augmente, traduisant l'existence, le long du transect principal, d'une véritable chaîne d'espèces dont beaucoup se remplacent progressivement ;

Source : MNHN, Paris

— des coefficients de communauté élevés reliant les stations de Moramanga à Périnet (0,50) et de Tananarive à Andrangoloaka (0,41), d'une part, et à l'Ankaratra (0,36), d'autre part ;

— une distinction entre la faune des Hautes Terres et des massifs montagneux, celle de la falaise orientale, et celle de la plaine côtière.

1.2.2.3.2. — Transect sud : Tuléar - Mananjary.

Ce transect met en évidence les affinités du domaine méridional et de la partie sud du domaine occidental, leur indépendance de la faune occidentale, ainsi que des relations plus étroites entre la faune des Hautes-Terres et celle de la falaise orientale qu'entre la première et celle des massifs montagneux pourtant plus proches (tableau 7).

TABLEAU 7. — Coefficients de communauté le long d'un transect sud d'Ouest en Est.

	Tuléar	Isalo	Ambohimahasoa	Andringitra	Ifanadiana	Mananjary
Tuléar	4	2	1	0	0	0
Isalo	.29	5	3	2	1	2
Ambohimahasoa	.03	.09	32	10	9	4
Andringitra	0	.06	.20	28	7	3
Ifanadiana	0	.05	.22	.18	18	5
Mananjary	0	.15	.11	.09	.22	10

En conclusion, la validité pour la faune amphibienne d'un domaine occidental est clairement démontrée ; il est limité aux pentes occidentales, à l'exclusion de toute la région des Hautes Terres Centrales. Sa superficie reste, néanmoins, beaucoup plus vaste que celles des domaines oriental et méridional.

1.2.3. — *Domaine oriental.*

Bien que moins étendu géographiquement que le précédent, c'est de beaucoup le domaine le plus accidenté et le plus riche en espèces. La topographie le découpe en longues bandes longitudinales, souvent très étirées : plaine côtière, falaise orientale, parfois dédoublée, massifs montagneux, Hautes-Terres du Centre. C'est aussi le seul domaine pour lequel nous ayons des inventaires sur les îles proches.

L'examen des deux tableaux 6 et 7 a montré d'étroites affinités sous forme de chaînes transversales d'espèces entre le peuplement des Hautes-Terres et celui de la Côte Est.

L'homogénéité, pour les Amphibiens, de ce domaine sera alors appréciée par l'analyse de la répartition Nord-Sud de l'ensemble des taxa, ainsi que de l'incidence des massifs montagneux

Nous saurons alors s'il est nécessaire ou impossible de distinguer, répartis au sein du domaine oriental, les éléments d'un "domaine des Hautes-Montagnes" dont l'existence est, selon les groupes animaux ou végétaux considérés, soit affirmée, soit réfutée.

Enfin, nous examinerons le cas particulier des espèces à localisation restreinte

Source : MNHN, Paris

1.2.3.1. — Répartition Nord-Sud.

Le tableau 8 récapitule la distribution latitudinale par un découpage en 4 sections d'extension à peu près équivalente (environ 3°,5) à la hauteur des trois repères suivant :

— fond de la baie d'Antongil, latitude Sud approximative : 15°,5
— axe Périnet-Moramanga : 19°
— massifs de l'Andringitra-Ivohibe : 22°,5

Les première et troisième coupures empruntent les deux seuils topographiques de la Dorsale : celui de Mandritsara et celui de Vondrozo.

Ce découpage ne concerne évidemment que les espèces du domaine oriental ; il permettra de tester l'existence éventuelle de peuplements localisés soit au Nord soit au Sud de Périnet, opposition qui apparaît dans la distribution de divers groupes d'Insectes (Paulian, *verbo*).

TABLEAU 8. — Extension latitudinale des aires de distribution dans le domaine oriental.

Aires de distribution s'étendant sur :		Nombre d'espèces
4 sections		30
3 sections :	Nord	8
	Sud	7
2 sections :	Nord	9
	Centre	4
	Sud	10
1 section :	Nord	9
	Centre-Nord	13
	Centre-Sud	19
	Sud	10

L'analyse du tableau 8 fournit les résultats suivants :

Toutes les familles sont représentées dans les 4 sections.

Au niveau générique, abstraction faite des genres monospécifiques à localisation restreinte à une station, un massif ou une île, on notera plusieurs particularités :

— le g. *Scaphiophryne* est absent du quart Nord ;
— le g. *Rhombophryne* n'est présent que dans les sections Nord et Centre Nord ;
— le g. *Tomopterna* n'est pas représenté dans la section Nord ;
— le g. *Laurentomantis* n'est pas connu jusqu'ici du Centre Sud ;
— le groupe *Mantidactylus aglavei* est restreint à la section Centre Nord ;
— le groupe *Boophis microtympanum* n'a de représentants que dans le Centre Sud

Au niveau spécifique :

La figure 153 indique la répartition des 118 espèces prises en considération. Sont exclues de ce tableau les deux espèces du g. *Scaphiophryne* des domaines Ouest et Sud, les trois espèces exclusivement insulaires, *Mantidactylus granulatus* qui

Source : MNHN, Paris

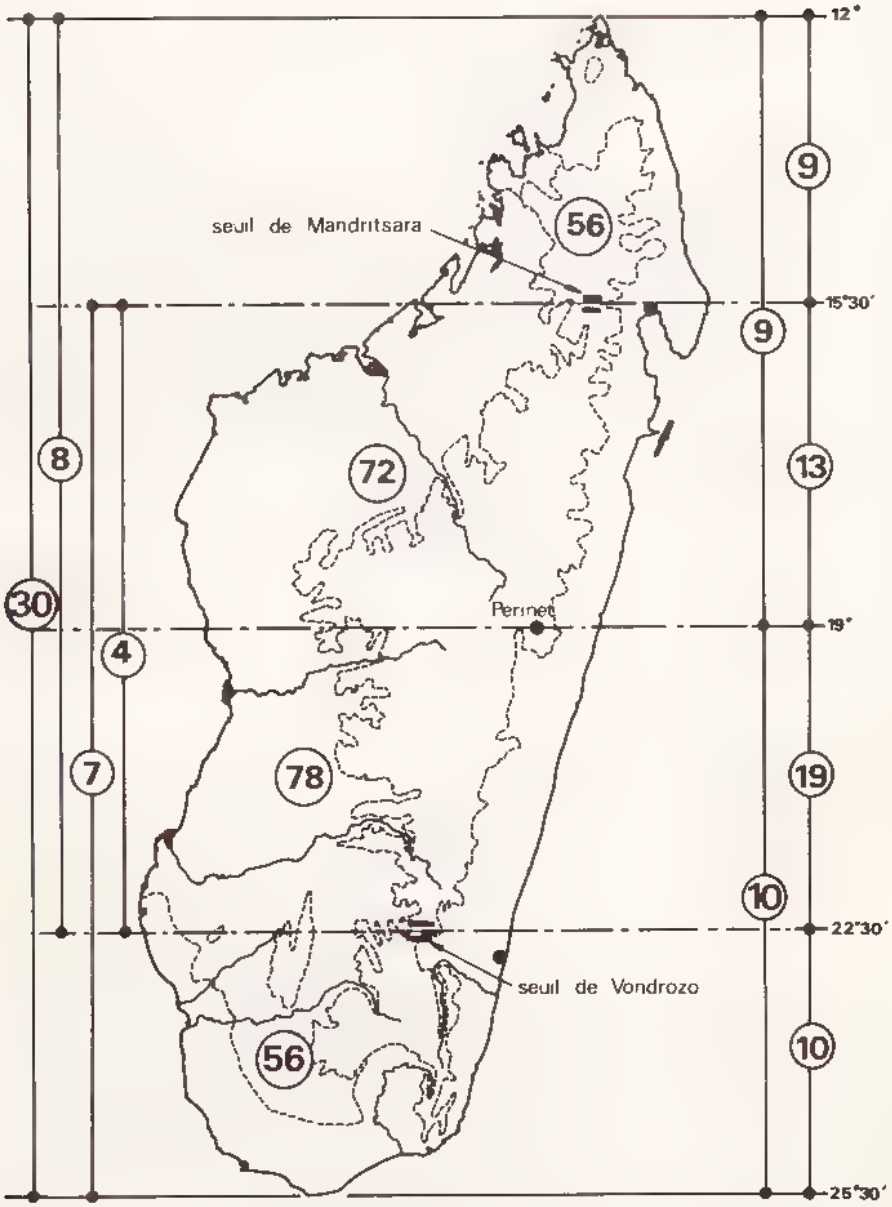


Fig. 153 : Répartition latitudinale de 118 espèces d'Amphibiens.

appartient surtout au domaine occidental, *Mantella aurantiaca*, *Boophis viridis*, *B. granulosus* et *B. pauliani* connues uniquement de l'axe frontière Moramanga-Périnet et *B. albilabris* dont la seule station mentionnée est l'Est de l'Imerina sans autre précision.

• 49 espèces chevauchent la frontière "Périnet" :
— 30 ont une extention sur les 4 sections.
— 8 et 7 respectivement sur 3 sections N et S.
— 4 sur les 2 sections centrales.

Source : MNHN, Paris

• 70 espèces respectent la frontière "Périnet", dont :

— 9 et 10 dans chaque section N et S.

— 9, 13, 19 et 10 respectivement dans une seule des sections N, C-N., C-S. et S.

Si l'on ne prend en compte que les espèces qui s'affrontent à la hauteur de Périnet, on conservera : 9 + 10 + 13 + 19 = 51 espèces, nombre proche de celui des espèces qui la chevauchent.

Par contre, en ne considérant que les espèces strictement localisées aux deux sections centrales :

— 4 chevauchent la frontière, tandis que 13 + 19, soit 32 la respectent.

Remarquons qu'au niveau des seuils :

— de Mandritsara : 30 + 8 + 9 = 47 espèces traversent le seuil tandis que 13 + 9 + 4 + 7 = 33 espèces le respectent.

— de Vondrozo : ces nombres sont respectivement égaux à 30 + 7 + 10 = 47 et 19 + 10 + 4 + 8 = 41 espèces.

Enfin, ce découpage en 4 sections permet d'évaluer leurs richesses spécifiques qui s'élèvent, du Nord au Sud, à 56, 72, 78 et 56 espèces.

Les deux quarts centraux sont nettement plus riches que les extrêmes. Si la richesse en Amphibiens du Centre-Sud se vérifie, celle-ci n'excède cependant que de 8 % (6 espèces) celle du Centre-Nord.

1.2.3.2. — Relations entre massifs montagneux.

Les richesses spécifiques prises en compte varient de 10 à 39 espèces ; elles correspondent à l'ensemble des espèces observées en altitude mais dont beaucoup sont présentes aussi aux altitudes moyennes, voire même, comme *Aglyptodactylus madagascariensis*, en basses plaines. Le cas des espèces strictement de haute altitude sera abordé ultérieurement. Nous examinerons, ici, les relations entre les faunes des Amphibiens des principaux massifs montagneux considérés dans leur ensemble (tableau 9).

Les coefficients de communauté (C.C.) ne dépassent nulle part 1/3 : 0.33 entre les Chaînes Anosyennes et l'Ivohibe ; 0.30 entre l'Ankaratra et l'Itremo-Ibity ; 0.26 entre la Montagne d'Ambre et l'Andringitra ; 0.26 entre l'Ankaratra et l'Andringitra ; 0.23 entre le Marojezy et les Chaînes Anosyennes ; 0.22 entre l'Andringitra et l'Ivohibe, 0 21 entre la Montagne d'Ambre et le Tsaratanana et 0.20 entre celle-ci et l'Itremo.

A l'opposé, les affinités sont particulièrement faibles entre le Tsaratanana et le Marojezy : 0.09 ; entre le Tsaratanana et l'Ankaratra : 0.03 ; entre l'Itremo et les Chaînes Anosyennes · 0.08 ; entre l'Andringitra et l'Andohahela : 0.06 ; entre les Chaînes Anosyennes et l'Andohahela : 0.07. Elles sont nulles entre l'Ivohibe et l'Andohahela et entre ce dernier et Mandena.

La valeur modérée et la dispersion très irrégulière des coefficients de communauté entre les différents massifs ne met pas en évidence l'existence d'un peuplement montagnard spécialisé.

La comparaison de ces résultats avec ceux des deux transects transversaux montre que ce peuplement paraît s'être plutôt mis en place à partir des espèces de moyenne altitude : Hautes Terres Centrales et falaise orientale (supérieure quand celle-ci est dédoublée) qu'à partir d'échanges entre massifs. Il est notoire, en effet, que la proximité géographique n'est pas liée aux affinités faunistiques : c'est le cas du Tsaratanana qui ne partage que très peu d'espèces (4) avec le Marojezy et celui de l'Andohahela sans affinités connues ni avec l'Ivohibe ni avec Mandena.

Source · MNHN, Paris

TABLEAU 9. — Coefficients de communauté entre 10 massifs montagneux.

	Mont. d'Ambre	Tsaratanana	Marojezy	Ankaratra	Itremo-Ibity	Andringitra	Ivohibe	Andohahelo	Chaînes Anosy.	Mandena
Montagne d'Ambre	14	5	7	4	5	9	4	1	6	2
Tsaratanana	.21	14	4	1	1	6	4	1	6	1
Marojezy	.16	.09	37	6	6	9	11	2	14	7
Ankaratra	.13	.03	.12	20	8	10	4	1	7	3
Itremo-Ibity	.20	.04	.13	.30	15	7	2	1	4	3
Andringitra	.26	.17	.16	.26	.19	28	9	2	12	5
Ivohibe	.12	.13	.23	.12	.06	.22	21	0	15	6
Andohahela	.04	.04	.04	.03	.04	.06	0	9	3	0
Chaînes Anosyennes	.13	.13	.23	.13	.08	.22	.33	.07	39	8
Mandena	.06	.03	.14	.08	.10	.12	.18	0	.16	19

1.2.3.3. — Cas des espèces à localisation restreinte :

Elles correspondent à deux types d'isolement : montagnard et insulaire.

1.2.3.3.1. — Isolement montagnard.

Le tableau 10 recense les différentes espèces connues d'un seul ou de plusieurs massifs.

Outre l'existence du genre monospécifique exclusivement montagnard *Madecassophryne*, ce tableau met nettement en évidence l'individualité des divers peuplements montagnards, moins de la moitié des espèces étant commune à deux massifs voisins et aucune d'entre elles n'étant répartie sur trois massifs ou plus.

1.2.3 3.2. — Isolement insulaire.

Nous n'avons d'informations que pour 5 îles côtières (tableau 11). Leur peuplement peut être abordé en termes d'endémisme et d'organisation taxonomique, malgré des différences importantes dans leur taille et la diversité des milieux représentés.

(*a*) Endémisme. Aucun genre n'est endémique : le g. *Cophyla* existe aussi à la Montagne d'Ambre. Deux espèces n'ont jamais été rencontrées sur la Grande Ile : 1 à Nosy Be : *Heterixalus nossibeensis* ; 1 à Nosy Mangabe : *Boophis leucomaculatus*, forme très pâle, en désaccord avec la théorie du mélanisme insulaire.

(*b*) Richesses spécifiques. Elles sont indiquées dans le tableau 11.

La pauvreté de l'Ile Sainte-Marie est peut-être en relation avec les dimensions restreintes de ses derniers lambeaux forestiers.

(*c*) Affinités du peuplement.

c.1. — Entre les îles.

c.1.1. — Nosy Be et Nosy Komba :

Les deux espèces de Nosy Komba se retrouvent sur l'île très proche et beaucoup plus grande de Nosy Be : *Mantella betsileo* et *M. madagascariensis* (C.C. = 0,125).

c.1.2. — Nosy Be et Nosy Mangabe :

Ces deux îles n'ont que 2 espèces en commun (C.C. = 0.08) : *Stumpffia psologlossa* et *Mantella betsileo*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 10. — Distribution des espèces montagnardes.

Tsaratanana	Marojezy	Ankaratra	Andringitra	Andohahela	Chaînes Anosyennes
		S. pustulosa			
	P. serrato-palpebrosus				
Plethodontohyla minuta					
P. guenther-petersi					
Platypelis alticola					
Platypelis tsaratananensis					
			Anodonthyla montana		
	Stumpffia grandis				*Anodonthyla rouxae*
		Mantidactylus domerguei			*Madecasso-phryne truebae*
	Mantidactylus pseudoasper				*Mantidactylus grandisonae*
		Mantidactylus madecassus			
				Mantidactylus guibei	
		Boophis williamsi	*Boophis laurenti*	*Boophis microtis*	

Tous les autres coefficients sont nuls, même entre Nosy Mangabe et l'île Sainte-Marie, à l'exception d'une espèce commune (*M. betsileo*) entre Nosy Komba et Nosy Mangabe (C.C. = 0.09).

c.2. — Entre les îles et les côtes en vis-à-vis.

c.2.1. — Nosy Be.

Cette île partage avec le Bas-Manongarivo : 2 espèces, C.C. = 0.11 ; avec le Tsaratanana : 6 espèces, C.C. = 0.25 ; avec la Montagne d'Ambre : 2 espèces, C.C. = 0.11.

Remarquons qu'une seule espèce (*Mantidactylus ulcerosus*) est commune aux 4 régions ci-dessus et qu'une autre (*Mantidactylus granulatus*) est commune à l'île et aux deux massifs

c.2.2. — Nosy Mangabe.

Cette île ne partage que : avec la Baie d'Antongil : 2 espèces, C.C. = 0.11 ; avec la côte orientale voisine de Tamatave : 3 espèces, C.C. = 0.07.

Aucune espèce n'est commune à ces 3 régions.

c.2.3. — Ile Sainte-Marie.

Sur ses 5 espèces, 4 sont communes avec la côte orientale de Tamatave (C.C. = 0.11).

En conclusion, on constate une forte indépendance faunistique :

Source : MNHN, Paris

— entre la taille des îles, leur éloignement des côtes (cas de Nosy Mangabe au fond de la très profonde Baie d'Antongil) et la richesse spécifique ;

— entre les espèces insulaires et continentales voisines.

Il est intéressant de signaler que Nosy Be a nettement plus d'affinités avec le Tsaratanana qu'avec la Montagne d'Ambre ce qui est un argument supplémentaire favorable à la notion de "domaine du Sambirano", notion classique en phytogéographie.

TABLEAU 11. — Peuplement des îles cotières.

	Nosy Mamoko	Nosy Komba	Nosy Be	Nosy Mangabe	Ile Sainte-Marie	Bas-Manongarivo	Tsaratanana	Montagne d'Ambre	Baie d'Antongil	Tamatave
Nosy Mamoko	2	0	0	0	0	0	1	1	—	—
Nosy Komba	0	2	2	1	0	0	0	0	—	—
Nosy Be	0	.125	16	2	1	2	6	3	—	—
Nosy Mangabe	0	0.09	0.08	10	0	—	—	—	2	3
Ile Sainte-Marie	0	0	0.05	0	5	—	—	—	0	4
Bas-Manongarivo	0	0	0.11	—	—	4				
Tsaratanana	0.07	0	0.25	—	—		14			
Montagne d'Ambre	0.07	0	0.11	—	—			14		
Baie d'Antongil	—	—	—	0.11	0				10	
Tamatave	—	—	—	0.07	0.11					34

Après avoir établi et discuté la validité et les limites des principales subdivisions faunistiques pour les Amphibiens ainsi que leurs relations, nous indiquerons, aux niveaux supraspécifiques, les caractères particuliers de leur distribution.

2. — DISPERSION GÉOGRAPHIQUE DES DIFFÉRENTS TAXA.

— Au niveau familial, les quatre familles d'Amphibiens malgaches sont représentées dans les diverses subdivisions du domaine oriental (tableau 12) et dans le domaine occidental.

Les Hyperoliidae sont absents du domaine méridional ; les Ranidae n'y sont représentés que par *Tomopterna* (et *Ptychadena*).

— Au niveau générique et des groupes d'espèces, l'analyse du tableau 12 donne les résultats suivants relatifs à la répartition des 32 genres et groupes d'espèces :

- domaine méridional : 6 soit 19 %
- domaine occidental : 13 soit 41 %
- domaine oriental :
  - dans son ensemble : 31 soit 97 %
  - secteur des Hautes-Terres Centrales : 21 soit 66 %
  - secteur des Montagnes : 23 soit 72 %
  - secteur des Falaises orientales : 27 soit 84 %
  - secteur côtier : 22 soit 69 %

Bien que signalé par Boettger (1881 d) de Fort-Dauphin, le genre *Tomopterna* ne peut être considéré comme faisant partie du domaine oriental. Sa distribution rappelle celle du g. *Oplurus*, Reptiles Iguanidae (Blanc, 1977).

Source : MNHN, Paris

Il ressort de ces résultats les considérations suivantes :

(*a*) La grande pauvreté spécifique (3,9 %) du domaine méridional correspond à une diversité maximale (16 %) au niveau des groupes génériques : *Scaphiophryne*, *Tomopterna*, *Mantidactylus* groupe *granulatus*, *Mantella* et *Boophis* groupe *tephraeomystax* y sont représentés chacun par une seule espèce.

Rappelons qu'*Aglyptodactylus*, connu d'une seule station sur le piémont Ouest de l'Andohahela (Androatsabo), n'est pas considéré comme une forme pénétrant le domaine méridional.

Il n'y a donc pas, actuellement, de radiation évolutive particulière à cette région de l'île.

(*b*) A l'opposé, la richesse maximale au niveau générique se rencontre dans le domaine oriental où 31 taxa sur un total de 32 sont représentés (97 %). Il n'y a donc pas de vicariance Est-Ouest à ce niveau taxonomique. Dans ce domaine, tous les secteurs possèdent plus des 2/3 du nombre total des genres et groupes d'espèces. Le plus riche est la falaise orientale (84 %) ; viennent ensuite, les montagnes (72 %), la plaine côtière (69 %) et les Hautes Terres Centrales (66 %).

(*c*) Le domaine occidental, avec 41 %, a une situation numérique exactement intermédiaire entre les Hautes Terres et le domaine méridional.

— Au niveau spécifique, les analyses quantitatives ci-dessus, nous permettent de préciser, maintenant, la distribution chorologique et altitudinale des espèces qui composent chacun des genres ou groupe d'espèces. Rappelons que *Ptychadena mascareniensis*, dont la répartition très vaste et corrélative de facteurs humains et non pas évolutifs, n'est pas prise en considération.

2.1. — **Microhylidae.**

2.1.1. — *Scaphiophryne*. C'est, avec *Dyscophus*, l'un des deux seuls genres répartis dans les trois domaines bioclimatiques. Dans l'Ouest : *S. calcarata*. Dans le Sud : *S. brevis*. Dans l'Est . 3 espèces d'altitude : *S. pustulosa* restreint à l'Ankaratra ; *S. marmorata* limité surtout à la falaise inférieure ; *S madagascariensis* de l'Est Betsileo-Andringitra.

Après avoir établi et discuté la validité et les limites des principales subdivisions faunistiques pour les Amphibiens ainsi que leurs relations, nous indiquerons, aux niveaux supraspécifiques, les caractères particuliers de leur distribution.

2.1.2. — *Paradoxophyla*. Ce genre, monospécifique, est un taxon de la moitié Sud du domaine oriental, à basse et moyenne altitudes.

Sa répartition est peut-être sous-estimée.

2.1.3. — *Dyscophus*. Genre connu des domaines de l'Est, de l'Ouest et du Sud. *D. insularis* : Ouest, Sud et Marojezy (1 300 m). *D. antongili* . Est (Secteur Nord). *D. guineti* : Est.

2.1.4. — *Plethodonthohyla*. Genre exclusivement oriental ; 4 espèces, *P. alluaudi*, *P. notosticta*, *P. ocellata* et *P. bipunctata*, ont une large distribution depuis la Côte Est jusque sur les falaises, les montagnes et les Hautes Terres Centrales ; 2 espèces, *P. inguinalis* et *P brevipes*, sont limitées aux falaises orientales ; 7 sont des formes montagnardes, parmi lesquelles : 2, *P. tuberata* et *P. alluaudi*, avec une large distribution ; 1, *P. minuta*, restreinte à l'ensemble : Marojezy-Tsaratanana ; 4, limitées à un seul massif : Marojezy (*P. serratopalpebrosus*) ; Tsaratanana (*P. guenther-petersi*) ; Betampona (*P. coudreaui*) ; Montagne d'Ambre (*P. laevipes*).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12. — Distribution géographique au niveau générique.

	Sud	Ouest	Centre (Htes terres)	Est Montagnes	Falaise orientale	Côte orientale
MICROHYLIDAE (n)						
Scaphiophryne (5)	+	+	+	+	+	
Paradoxophyla (1)					+	+
Dyscophus (3)	+	+		+		+
Plethodontohyla (12)			+	+	+	+
Platypelis (8)			+	+	+	+
Cophyla (1)						+
Rhombophryne (1)					+	+
Anodonthyla (3)				+	+	+
Madecassophryne (1)				+		
Stumpffia (3)		+		+	+	+
HYPEROLIIDAE						
Heterixalus (7)		+	+	+	+	+
RANIDAE						
Tomopterna (1)	+	+				(+) ?
MANTELLIDAE						
Laurentomantis (3)				+	+	+
Mantidactylus						
gr. *depressiceps* (4)			+	+	+	+
gr. *argenteus* (7)		+	+	+	+	+
gr. *pulcher* (6)			+	+	+	+
gr. *aglavei* (1)			+		+	
gr. *redimitus* (7)			+	+	+	+
gr. *granulatus* (5)	+	+	+	+	+	+
gr. *lugubris* (4)			+	+	+	+
gr. *albofrenatus* (3)		+	+	+	+	+
gr. *ulcerosus* (7)		+	+	+	+	+
gr. *guttulatus* (3)					+	+
Mantella (5)	+	+	+	(+)	+	+
RHACOPHORIDAE						
Boophis						
gr. *goudoti* (7)		+	+	+	+	
gr. *difficilis* (3)			(+)		+	
gr. *luteus* (2)			+		+	
gr. *rappiodes* (4)		+	+	+	+	
gr. *microtympanum* (3)			+	+		
gr. *tephraeomystax* (7)	+	+	+	+	+	+
gr. *pauliani* (1)					+	
Aglyptodactylus (1)	(+) ?		+	+	+	+
TOTAL = 32 (129)	6 = 19 %	13 = 41 %	21 = 66 %	23 = 72 %	27 = 84 %	22 = 69 %
				31 = 97 %		

2.1.5. — *Platypelis*. Genre oriental, dont : 1 espèce, *P. barbouri*, est limitée à la Côte Est et à la première falaise ; 2 espèces, *P. tuberifera* et *P. grandis*, ont une large extension depuis la côte jusque sur les montagnes et les Hautes Terres Centrales ; 2 espèces, *P. pollicaris* et *P. cowani*, sont limitées aux falaises orientales, 2 autres, *P. alticola* et *P. tsaratananensis*, au Massif du Tsaratanana, et 1, *P. milloti*, au domaine du Sambirano.

Source : MNHN, Paris

2.1.6. — *Cophyla*. Genre monospécifique, d'affinités orientales et restreint au quart Nord de l'Ile, Nosy Be compris.

2.1.7. — *Rhombophryne*. Genre monospécifique, du domaine oriental.

2.1.8. — *Anodonthyla*. Genre oriental, avec : 1 espèce, *A. boulengeri*, à large distribution depuis la Côte Est jusque sur les falaises ; 2 espèces montagnardes, 1 commune à l'Andringitra et à l'Andohahela, *A. montana*, l'autre, *A. rouxae*, sur les Chaînes Anosyennes.

2.1.9. — *Madecassophryne*. Ce genre monospécifique n'est connu que de la zone sommitale des Chaînes Anosyennes, dans le quart Sud du domaine oriental.

2.1.10. — *Stumpffia*. Ce genre est oriental avec une station dans le domaine occidental · 1 espèce à large distribution, depuis la côte Est jusque sur le Marojezy et Nosy Be ainsi que dans l'Ouest (Ankarafantsika) : *S. psologlossa* ; 1 espèce limitée au domaine oriental, depuis la côte jusque vers 1 300 m d'altitude : *S. tridactyla* ; 1 espèce d'altitude, connue du seul massif du Marojezy : *S. grandis*.

2.2. — **Hyperoliidae.**

Les 7 espèces malgaches recensées jusqu'ici ont été regroupées en un seul genre endémique, *Heterixalus* : 2 d'entre elles, *H. betsileo* et *H. tricolor*, ont une large distribution depuis le domaine occidental (au voisinage de la Betsiboka, dans la région de l'Ankarafantsika) jusqu'à la côte Est ; *H. alboguttatus* ne dépasse pas, vers l'Ouest, les Hautes Terres Centrales ; 2 espèces sont restreintes à la côte Est (*H. boettgeri* et *H. madagascariensis*) tandis que *H. rutenbergi* est limité aux Hautes terres et aux montagnes du Centre Sud. La dernière espèce est isolée sur Nosy Be · *H. nossibeensis*.

2.3. — **Ranidae.**

Dans cette famille, *Tomopterna labrosa* est la seule espèce endémique d'un genre afro-asiatique. Elle n'est connue que des domaines de l'Ouest et du Sud (plateau Mahafaly) jusqu'à la limite des pentes occidentales sur l'Itremo et du domaine méridional : Fort-Dauphin.

2.4. — **Mantellidae.**

Ses trois genres malgaches comptent respectivement : 3, 48 et 5 espèces.

2.4.1. — *Laurentomantis*. Ce genre est oriental si l'on admet que Nosy Be est rattaché à ce domaine, avec 1 espèce à large distribution dans le domaine oriental au Nord de Périnet, depuis la côte jusque vers 600 à 900 m d'altitude : *L. horrida* et 2 espèces côtières, orientales, allopatriques : *L. malagasia*, près de Tamatave, et *L. ventrimaculata*, près de Fort-Dauphin.

2.4.2. — *Mantidactylus*. Ses 48 espèces sont, d'après leurs affinités morphologiques, réparties en 10 groupes.

2.4.2.1. — *M.* gr. *depressiceps*.

Il rassemble 4 espèces à répartition très différenciée : 2 espèces dans le quart Centre Sud de l'Ile : *M. depressiceps* à large extension verticale, de moyenne altitude aux Hautes Terres Centrales et aux montagnes, partiellement sympatrique avec *M. tornieri*, côtier et de moyenne altitude ; 2 espèces d'altitude, à large extension dans tout le domaine hydrographique oriental, du Tsaratanana aux Chaînes Anosyennes : *M. elegans* et *M. peraccae*.

Source · MNHN, Paris

2.4.2.2. — *M.* gr. *argenteus.*

Ce groupe, de répartition surtout orientale, déborde dans le domaine du Sambirano, Nosy Be inclus, ainsi que dans l'Ankarafantsika. 3 espèces ont une large amplitude d'habitat (verticale) . *M. argenteus*, de la côte aux falaises comprises ; *M. blommersae*, des montagnes aux falaises inférieures ; (horizontale) : *M. wittei*, de la côte Est à l'Ankarafantsika. Les 4 autres ont, dans la moitié Sud de l'Ile, une répartition verticale restreinte : *M. grandisonae*, aux moyennes altitudes ; *M. domerguei*, *M. guibei*, *M. bertini*, en milieux montagnards, la première dans le quart Centre Sud, les deux autres sympatriques dans le quart Sud

Ainsi, sur 7 espèces, 1 seule est localisée dans le quart Nord de l'Ile, et 6 sont limitées à la moitié Sud de l'Ile.

2.4.2.3. — *M.* gr. *pulcher.*

Ce groupe appartient au domaine oriental. Les 6 espèces qu'il regroupe ont toutes de vastes répartitions : *M. liber* et *M. punctatus* sont distribuées dans l'ensemble du domaine oriental, du Nord au Sud et de la côte aux massifs montagneux ; *M bicalcaratus* et *M. flavobrunneus* sont limitées aux falaises et à la côte et sont absentes du quart Sud de l'Ile ; *M. albolineatus* occupe tout le domaine oriental de moyenne altitude et montagnard du Nord au Sud, tandis que *M. pulcher* n'est connu que des deux quarts centraux.

2.4.2.4. — *M.* gr. *aglavei.*

Une seule espèce, de moyenne altitude et des Hautes Terres Centrales, limitée au quart Centre Nord.

2.4.2.5. — *M.* gr. *redimitus.*

Ce groupe, oriental, comprend 7 espèces, dont 3 espèces à large distribution chorologique et altitudinale : *M. boulengeri*, *M. redimitus*, qui n'atteignent cependant pas la côte et *M. webbi* qui n'est pas connu du quart Nord de l'Ile ; 2 espèces limitées à la moitié Sud de l'Ile, à large distribution altitudinale : *M. eiselti* et *M. decaryi* ; 2 espèces de moyenne altitude : l'une à large distribution Nord-Sud : *M. klemmeri*, l'autre cantonnée au Marojezy : *M. pseudoasper.*

2.4.2.6. — *M.* gr. *granulatus.*

Ce groupe, des domaines oriental et occidental, déborde dans celui du Sud, à l'Est du Mandrare seulement. Ses 5 espèces ont les caractéristiques chorologiques suivantes : 1 espèce, probablement du domaine occidental, déborde au Sud-Est dans le domaine méridional et au Nord dans le domaine oriental côtier (Nosy Be) ou altitudinal (1 500 m) au Tsaratanana et dans la Montagne d'Ambre : *M. granulatus* ; les 4 autres espèces ont une très vaste distribution altitudinale et horizontale : 1 seule est connue aussi de l'Ouest Antsingy (*M. luteus*), tandis que les trois autres sont restreintes au seul domaine oriental, avec une distribution soit sur toute la longueur de l'Ile (*M. pliciferus* et *M. spiniferus*), soit à l'exclusion du quart méridional (*M. asper*).

A part *M. luteus*, signalé de Folohy, aucune n'est côtière, mais toutes atteignent le domaine montagnard.

La distribution de ce groupe rappelle celle du g. *Scaphiophryne*, lignée ancienne de la famille des Microhylidae.

2.4.2.7. — *M.* gr. *lugubris.*

Distribution orientale, y compris la forêt de Lokobe, à Nosy Be. Les 4 espèces qui le composent se répartissent en 2 lots : 2 espèces à très vaste distribution dans tout

Source : MNHN, Paris

le domaine oriental et à toutes les altitudes . *M. lugubris* et *M. femoralis*, y compris, pour *M. femoralis* le domaine du Sambirano avec Nosy Be et 2 espèces des falaises orientales, *M. mocquardi* et *M. majori*, atteignant l'altitude de 1 400 m au col d'Ivohibe et s'étendant, pour la seconde, jusqu'à la frange côtière.

2.4.2.8. — *M.* gr. *albofrenatus.*

Ce groupe, de distribution orientale et occidentale, ne renferme que 3 espèces : 2 ont une très vaste distribution transversale ayant colonisé largement les pentes occidentales, y compris les massifs montagneux : *M. opiparis* et *M. aerumnalis* ; *M. albofrenatus* semble, sur toute la façade orientale, prendre le relais de *M. aerumnalis* aux basses et moyennes altitudes (environ 300 m), sauf dans l'Andohahela où il pourrait être plus orophile.

2.4.2.9. — *M.* gr. *ulcerosus.*

Ce groupe renferme 7 espèces ; toutes sont représentées dans le domaine oriental mais 4 d'entre elles ont une extension occidentale (surtout dans l'Ankarafantsika et l'Antsingy).

Parmi ces quatre espèces, *M. biporus* et *M. ulcerosus* sont répandues pratiquement dans tout le pays ; *M. betsileanus* et, avec doute pour la station d'Androatsobo, *M. curtus*, ne sont pas connues du Sud ; cette dernière n'atteint pas la côte Est. Toutes quatre ont aussi une distribution altitudinale de grande amplitude.

Les trois autres espèces forment contraste avec les précédentes. Elles sont limitées aux régions d'altitude du Centre de l'Ile (Hautes Terres et, surtout, massifs de l'Ankaratra et de l'Andringitra) : *M. ambohimitombi* et, plus précisément au quart Centre Sud pour *M. alutus* et *M. madecassus*, la seconde étant restreinte aux deux seuls massifs ci-dessus indiqués.

2.4.2.10. — *M.* gr. *guttulatus.*

Ce groupe, avec seulement trois espèces, est strictement oriental, répandu de la côte jusqu'à la falaise supérieure incluse, mais sans donner de formes montagnardes *M. grandidieri* a la plus longue extension latitudinale : du Marojezy jusque vers Fort-Dauphin. Les deux autres espèces se relaient parapatriquement au niveau de la Mananara (Vangaindrano), *M. microtympanum* n'étant connu que des Chaînes Anosyennes et *M. guttulatus* du Marojezy à Vondrozo.

En conclusion, nous rappellerons que les 48 espèces du g. *Mantidactylus* sont représentées dans le domaine oriental. Cependant une seule, *M. granulatus*, a une distribution surtout occidentale et c'est la seule espèce de ce genre à pénétrer dans le domaine méridional.

Les 9 espèces qui ont étendu leur aire de répartition dans l'Ouest se sont pour la plupart limitées aux forêts de l'Ankarafantsika et de l'Antsingy-Bemaraha et aux 4 groupes suivants : gr. *ulcerosus* (4 espèces sur 7) ; gr. *albofrenatus* (2 espèces sur 3) ; *granulatus* (2 espèces sur 5) et gr. *argenteus* (1 espèce sur 7).

Les espèces montagnardes sont nombreuses : 29, réparties dans tous les groupes d'espèces, à l'exception du gr. *aglavei* limité aux moyenne et haute altitudes. Seules, 3 espèces sont strictement inféodées aux milieux montagnards mais rarement à un unique massif ; 2 autres ont une distribution qui englobe les Hautes Terres Centrales, 3 sont connues aussi des falaises orientales et 4 sont réparties des falaises orientales aux pentes occidentales, tandis que 9 ont une amplitude altitudinale maximale.

Enfin, 2 *Mantidactylus* sont exclusivement côtiers et 3 autres atteignent la falaise orientale ; 1 seule espèce n'est connue que des moyennes altitudes (*M. grandisonae*).

Source : MNHN, Paris

2.4.3. — *Mantella.*

Parmi les 5 espèces de ce genre à distribution orientale, occidentale et, de façon très localisée (Androatsabo), méridionale, on peut distinguer : une espèce (*M. betsileo*) qui, après *Ptychadena*, présente une des plus vastes aires de distributions connues ; 2 espèces (*M. cowani* et *M. madagascariensis*) à large répartition dans le domaine oriental, la seconde ne dépassant pas, vers le Sud, l'Ivohibe ; 2 espèces à répartition limitée en latitude et en altitude : plaine côtière pour *M. laevigata* et falaise inférieure pour *M. aurantiaca.*

2.5. — **Rhacophoridae.**

2.5.1. — *Boophis.* Ses 28 espèces ont été distribuées en 7 groupes d'espèces.

2.5.1.1. — *B.* gr. *goudoti.*

Sur les 7 espèces, une n'est connue que du domaine occidental : Nord-Ouest, sans localité précise (*B. callichromus*). Les 6 autres sont orientales, toutes représentées sur les Hautes Terres et les montagnes, l'une d'entre elles (*B. rhodoscelis*) étendant sa distribution au domaine occidental ; parmi les 5 dernières : une n'est connue que des régions élevées du Centre (*B. hyloides*) ; 3 ont colonisé la falaise orientale soit dans toute sa longueur (*B. goudoti*), soit dans le seul quart Centre Sud : *B. untersteini* et *B. reticulatus* ; la dernière a une vaste distribution dans tout le domaine oriental, du Nord au Sud, y compris Nosy Be, et de la Côte aux Hautes Terres Centrales : *B. madagascariensis.*

2.5.1.2. — *B.* gr. *difficilis.*

Il ne regroupe que 3 espèces, exclusivement du domaine oriental, dont 2 espèces parapatriques de moyenne altitude : *B. difficilis*, dans le quart Centre Nord, *B. miniatus*, dans la moitié Sud, et une espèce à large extension transversale, de (moyenne ?) altitude jusque sur le rebord supérieur de la falaise orientale : *B. majori.*

2.5.1.3. — *B.* gr. *luteus.*

Les deux seules espèces, du domaine oriental, peuplent les Hautes Terres Centrales, l'une avec une distribution restreinte à leur rebord oriental (*B. albilabris* : Est de l'Imerina), l'autre, *B. luteus*, s'étendant aux falaises sur toute leur longueur.

2.5.1.4. — *B.* gr. *rappiodes.*

Sur les 4 espèces . une occupe une large distribution dans le domaine oriental et s'étend au domaine occidental (*B. erythrodactylus*) ; 2 autres, parapatriques, occupent la falaise supérieure débordant, l'une sur les milieux d'altitude (*B. mandraka*) et l'autre sur la falaise inférieure : *B. rappiodes*, dans le quart Centre Nord ; la dernière, *B. viridis*, n'est connue que d'une station dans la falaise inférieure.

2.5.1.5. — *B.* gr. *microtympanum.*

Ce cinquième groupe renferme trois espèces ayant une distribution très homogène, limitée aux massifs montagneux du quart Centre Sud oriental de l'Ile : *B. microtympanum*, distribué de l'Imerina à l'Andringitra est sympatrique avec les deux autres espèces, allopatriques entre elles *B. williamsi*, sur l'Ankaratra, et *B. laurenti*, sur l'Andringitra.

2.5.1.6. — *B.* gr. *tephraeomystax.*

A l'exception de l'Extrême Nord et de l'Extrême Sud, ce groupe a, dans le g. *Boophis*, la plus large distribution, accédant aux limites du domaine méridional à Tuléar. Les 7 espèces de ce groupe sont toutes représentées dans le domaine oriental :

Source : MNHN, Paris

B. tephraeomystax a la plus vaste extension : c'est la seule Rhacophore présente dans tout le domaine occidental. Elle est surtout côtière. *B. idae* est connu des régions d'altitude et des falaises dans le quart Centre Sud de l'Ile. Parmi les 5 autres espèces : 2 sont côtières : *B. opisthodon* et *B. leucomaculatus* ; 2 sont de moyenne altitude : *B. granulosus* et *B. hillenii* ; 1 est montagnarde : *B. microtis*.

2.5.1.7. — *B.* gr. *pauliani*.

La seule espèce n'est connue que de Périnet, station de moyenne altitude.

2.5.2. — *Aglyptodactylus*.

Ce genre monospécifique est essentiellement oriental et n'en déborde que vers le Sud, dans le domaine méridional (Androatsabo, au pied de l'Andohahela) et, peut-être, dans le domaine occidental, à Nosy Mamoko (près de Nosy Be). Il occupe l'ensemble de la falaise orientale, de la côte jusque sur les montagnes.

En conclusion, notons que les 28 espèces de Rhacophoridae sont représentées dans le domaine oriental (nous avons formulé ci-dessus des réserves sur la distribution bioclimatique de *Boophis callichromus*). Une seule espèce, *B. tephraeomystax*, pénètre dans le domaine méridional ; la station d'Androatsabo où nous avons récolté *Aglyptodactylus madagascariensis* doit être plutôt rattachée au piémont de l'Andohahela qu'au domaine méridional.

Dans le g *Boophis*, il est remarquable de constater que 4 espèces seulement ont des représentants sur la Côte Est, parmi lesquelles 2 y sont cantonnées et 2 ont une vaste distribution, soit altitudinale, soit sur toutes les côtes de l'Ile. Quinze espèces, soit 56 % au total des Rhacophores, sont montagnardes, parmi lesquelles 3 y sont strictement limitées, 2 s'étendent aux Hautes Terres et 6 ont colonisé aussi la falaise orientale ; 2 sont, de plus, représentées dans l'Ouest. Sept espèces ne sont connues que de la falaise orientale.

Le groupe le plus spécialisé, en termes de distribution, est le groupe *microtympanum*, strictement d'altitude.

Le plus grand nombre d'espèces (17) se concentre dans le quart Centre Sud auxquelles il faut ajouter 2 espèces (soit, au total, 70 % de ce taxon) connues de la seule station de Périnet ; 2 espèces seulement ont une large distribution horizontale.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE 4

MISE EN PLACE DU PEUPLEMENT EN AMPHIBIENS

Nous avons décrit, dans le chapitre précédent, la dispersion des 32 unités supraspécifiques (15 genres et 17 groupes d'espèces) dans les différentes subdivisions géographiques de Madagascar. Cette dispersion géographique interfère avec une occupation différentielle des milieux naturels grâce à une série de caractéristiques adaptatives remarquables concernant les différents stades du cycle de vie.

Bien qu'aucune des espèces malgaches ne soit exclusivement inféodée au domaine aquatique, tels les *Pipa* sud-américains et les *Xenopus* africains, il n'en reste pas moins vrai que nombre d'espèces soient strictement liées à cet habitat. Toutefois, les formes les plus originales, manifestent, aux divers stades de leur cycle de vie, une indépendance plus ou moins marquée vis-à-vis de ce milieu. Ces modalités, remarquables dans leur diversité et leur degré d'efficacité, peuvent assez clairement se répartir selon deux orientations principales : la conquête du domaine terrestre et celle du domaine arboricole avec, au terme de leur réalisation, la transformation de ces animaux en véritables "non-amphibiens".

S'il est assez facile de décrire les étapes biologiques ayant permis la réalisation de cette dichotomie d'ordre purement écologique, les modalités évolutives effectives ne sont pas évidentes.

La présence d'un cartilage intercalaire acropodial chez les Mantellidae et les Rhacophoridae — ainsi que chez les Hyperolidae — pouvait être interprétée comme une adaptation à la vie arboricole. Dans cette optique, les modes de vie terrestres et même aquatiques seraient dérivés secondairement de l'arboricolie, par adaptation à des habitats disponibles, qu'ils aient été vides à l'origine ou préoccupés par des espèces moins compétitives. Par contre, l'absence d'un cartilage intercalaire chez les Microhylidae, à l'exception des Phrynomerinae en Afrique, indique que l'arboricolie serait secondaire par rapport au mode de vie terrestre.

Les deux approches écologique et zoogéographique, sont donc radicalement différentes, bien que complémentaires pour l'acquisition des données nécessaires. L'exemple des Amphibiens malgaches illustre l'inaptitude notoire de l'approche écologique pour expliquer la mise en place d'un peuplement : elle se limite à un niveau descriptif et ne peut se prévaloir d'être interprétative. L'approche biogéographique, telle que nous l'avons précédemment définie, nous paraît seule pertinente.

Dans ce quatrième chapitre, nous dégagerons donc les modalités éco-éthologiques d'occupation des divers milieux naturels, illustrées par la description de l'organisation de quatre communautés batrachologiques parmi les plus représentatives. Ces exemples de relations interspécifiques entre Amphibiens seront complétés par un aperçu sur leurs prédateurs et leurs parasites. Un troisième paragraphe, destiné à préciser les caractéristiques des facteurs physiques du milieu, nous permettra d'aborder la synthèse zoogéographique incluant aussi l'ensemble des données rassemblées dans les trois premiers chapitres : systématique, caractéristiques biogéographiques et distribution.

Source : MNHN, Paris

I. ADAPTATIONS BIOLOGIQUES DES AMPHIBIENS MALGACHES

A Madagascar, comme dans beaucoup de pays tropicaux, le monde des Amphibiens a développé des adaptations biologiques dont leurs représentants en pays tempérés ne donnent qu'une faible idée. L'humidité insistante des forêts tropicales notamment, leur a permis, à tous les stades du développement, une diversification de leurs modes de vie en les autorisant à s'affranchir du milieu aquatique. Une revue des principales modalités en est proposée par Lamotte & Lescure (1977).

Dans l'état actuel de nos connaissances, aucune espèce d'Amphibien malgache n'est vivipare. La partition en adultes, pontes et stades larvaires sera donc valable pour toutes les espèces. Nous décrirons les milieux occupés par chacun d'eux. Un quatrième paragraphe sera dévolu à la synthèse de nos observations en termes de stratégies éco-éthologiques.

Nous compléterons, enfin, cette analyse de la diversité des milieux occupés par un bref aperçu sur la diversification de leurs tailles corporelles.

1. — MILIEUX OCCUPÉS.

1.1. — **Adultes.** Selon l'échelle considérée, les milieux occupés par les adultes peuvent être distingués en habitats et en microhabitats :

1.1.1. — *Habitats.*

1.1 1.1. — Marécages. Ces formations sont bien représentées dans la région orientale, à toutes les altitudes, mais surtout dans la plaine côtière où elles occupent des dépressions lagunaires situées entre d'anciens reliefs dunaires et sur les montagnes où prédominent les tourbières et les suintements. Très réduits dans le Sud, les marécages occupent, dans l'Ouest, les basses vallées élargies encombrées par d'anciens bras morts consécutifs aux remaniements du lit des fleuves par les violentes crues cycloniales. Aux altitudes intermédiaires, les reliefs très accusés du versant oriental, l'étroitesse des longues vallées des pentes occidentales limitent leur extension ; sur les Hautes Terres Centrales, ils ont été souvent remplacés par des rizières qui occupent maintenant près de 5 % du territoire, y compris les jachères estimées à environ 35 % des surfaces cultivées.

La physionomie des formations marécageuses est variée :

(*a*) Forêts de marécages à *Pandanus* ou "vakoa" : *P. platyphyllus, P. rolloti, P.* de la section *Acanthostyla*, etc., à *Typhonodorum lindleyanum* ou "viha" dans l'Est et "mangoko" dans l'Ouest (Aracées), à *Crinia* et, localement, à *Ravenala madagascariensis* (Strelitziacées) et à *Raphia ruffia* (Palmacées).

(*b*) Marais herbeux à Cypéracées (*Cyperus madagascariensis* ou "zozoro", *Scirpus*, ...) et à Graminées (*Panicum*), à Fougères, à *Nepenthes* (*N. madagascariensis*) dans le Sud-Est côtier, à *Phragmites mauritianus* ou "bararata" et à *Typha* dans l'Ouest.

(*c*) Tourbières, en altitude surtout, à Sphaignes, *Drosera, Restio : R. madagascariensis* (Restionacées).

1.1 1.2. — Forêts denses humides sempervirentes. Essentiellement limitées à la région orientale, au domaine du Sambirano (Nosy Be compris) et à quelques reliefs épars, notamment la Montagne d'Ambre, avec une superficie évaluée à 6 millions d'ha par Guichon (1960) (considérablement réduite depuis), à partir de la couverture

Source : MNHN, Paris

photographique aérienne I.G.N. de 1949. Leurs caractères physionomiques se modifient avec l'altitude.

En raison de variations importantes selon la latitude, l'orientation, le relief, etc., les limites altitudinales précises de leurs subdivisions fluctuent. Pour notre étude sur la répartition des Amphibiens, nous distinguerons sommairement trois ceintures :

(*a*) Une ceinture de basse altitude (0 à 300-400 m) : caractérisée par une futaie n'excédant guère 25 à 30 m de hauteur, rarement 40 à 45 m, à trois strates, d'une extrême variété floristique (H. Perrier de la Bâthie, en 1921, a dénombré, sur 100 m², près de Maroantsetra, 239 individus appartenant à 32 familles et 102 espèces), elle est riche en épiphytes, en Fougères arborescentes du genre *Cyathea* et en Palmiers. La litière est rare et le sous-bois largement discontinu, fait de plantes ligneuses ou herbacées.

(*b*) Une ceinture de moyenne altitude jusque vers 800 m : la forêt est encore puissante (20-25 m de hauteur), encore plus ou moins tri-stratifiée, mais le sous-bois s'encombre de ligneux ; le tapis herbacé est presque inexistant.

(*c*) Une ceinture de montagne : bien représentée entre 800 et 1 300 m, la forêt atteint 1 800 m, parfois 2 000 ou 2 300 m et même 2 700 m au Tsaratanana, marquée par une réduction de la hauteur (6 à 12 m entre 1 200 et 1 500 m) et une simplification des strates arborées, à aspect parfois de taillis. Le feuillage manifeste une tendance à la sclérophyllie. Le sous-bois est un tapis herbacé dense, discontinu, de Graminées, avec beaucoup de Fougères et de Phanérogames à larges feuilles : Labiées, Balsaminacées, associées à des Mousses. Les épiphytes sont particulièrement développés, entourant les troncs et les branches d'épais manchons de Lichens et surtout de Mousses, d'où sa dénomination de "forêt à Mousses et sous-bois herbacé" (H. Perrier de la Bâthie, 1921).

1.1.1.3. — Forêts denses sclérophylles. Les forêts sclérophylles de montagne succèdent progressivement, à des altitudes variant entre 1 300 et 2 300 m, aux forêts denses humides, bien plus pour des raisons édaphiques (sols minces et pauvres) que climatiques. Elles se composent d'une strate supérieure d'environ 10 m de hauteur, d'arbres très ramifiés à petites feuilles et d'une strate moyenne arbustive, clairsemée, riche en Composées et Ericacées. L'abondance des épiphytes, Lichens (Usnées, Lichens foliacés), Mousses, ..., justifie son appellation de "sylve à Lichens" (*ibid.*, 1921).

Des forêts sclérophylles de moyenne altitude, à *Uapaca bojeri* (Euphorbiacées) et Chlénacées et à strate inférieure riche en Graminées, subsistent à l'état de lambeaux sur les pentes occidentales et le Centre.

1.1.1.4. — Fourrés. Ces formations buissonnantes ("brousse éricoïde"), dépassant rarement 6 m de haut, très rameuses, caractérisées par une microphyllie accusée (Ericacées des g. *Philippia* et *Agauria*, Composées, ...) forment une ceinture souvent discontinue dans les parties sommitales des principaux massifs montagneux. Les Mousses et les Lichens sont abondants au sol et en épiphytes.

Ces fourrés sont localement faits de peuplements presque purs de Bambous du genre *Arundinaria*.

En altitude et sur les lithosols, se développe une végétation rupicole, riche en ligneux xérophytes (*Helichrysum*, ..), basse, d'où le terme de "pelouse" qui lui est parfois attribué.

Les fourrés xérophiles du Sud, avec 2 900 000 ha selon Guichon (1960), ne constituent pas à proprement parler un habitat pour les Amphibiens.

Source : MNHN, Paris

1.1.1.5. — Forêts denses sèches occidentales. Ces forêts couvriraient à basse et moyenne altitudes 2 500 000 ha, soit près de la moitié de la superficie de la forêt ombrophile (Guichon, 1960). Essentiellement tropophiles, leur physionomie diffère avec la nature du sol, acquérant sur les plateaux calcaires karstiques ou "tsingy" (Antsingy) une tendance à la xérophilie qui s'accentue dans le Sud. La futaie, assez claire, n'excède guère 15 à 20 m. Malgré son feuillage caduc, le sous-bois, surtout arbustif et lui-même caducifolié, reste peu abondant. L'éclairement au sol est, de ce fait, beaucoup plus important que dans les forêts ombrophiles.

Sur alluvions et au voisinage des cours d'eau, ces formations deviennent plus denses, atteignent 25 à 30 m de hauteur et associent des espèces sempervirentes, aussi bien arborées qu'arbustives. Riches en Palmiers, en *Pandanus* de la section *Heterostigma*, elles jouent un rôle important pour les Amphibiens, dans l'Ankarafantsika en particulier.

1.1.1.6. — Clairières, défrichements. Les défrichements ou "tavy" s'étendent sans cesse et représentent maintenant des superficies considérables, d'évaluation peu pratique avec les techniques de cartographie aérienne traditionnelles (4 300 000 ha d'après Guichon, 1960). Delord (1965) estime que 150 000 ha dont 10 à 20 000 ha de forêt naturelle, sont défrichés chaque année par la pratique du "tavy". Destinés à des cultures temporaires sur brûlis, ils sont rapidement recolonisés par une végétation extrêmement dégradée, la "savoka", fourrés de plantes banales, pantropicales, envahissantes (*Lantana camara*, Goyaviers, Fougères du genre *Pteridium*, ...) ou par des formation graminéennes monotones, pauvres, qui préviennent une recolonisation par la forêt d'origine.

La cicatrisation des clairières naturelles est assurée à Madagascar par un très petit nombre d'espèces autochtones, vivant sur les lisières et les zones à végétation clairsemées des forêts primaires (Koechlin *et al.*, 1974). Parmi celles-ci, les Bambous et le Ravenale sont d'un grand intérêt pour la faune des Amphibiens.

1.1.2. — *Microhabitats.*

A l'intérieur des formations végétales décrites ci-dessus, les Amphibiens occupent une série de microhabitats. Leur délimitation est rendue complexe par l'existence de transitions très progressives. En outre, diverses espèces, comme celles des g. *Dyscophus*, *Scaphiophryne*, etc ..., changent de milieu en période de reproduction. Les Amphibiens malgaches nous paraissent susceptibles toutefois d'être regroupés en cinq ensembles principaux :

1.1.2.1. — Aquatico-terrestres en eaux libres. Nous avons vu, ci-dessus, qu'il n'existe pas à Madagascar d'Amphibiens strictement aquatiques. Tous sont donc, à des degrés divers, partiellement terrestres, même si certains, comme *Mantidactylus madecassus* et, peut-être aussi, *Paradoxophyla palmata*, ont une vie immergée, presque exclusive. Les 2 % de la superficie totale de l'île occupés par les lacs et les grandes rivières sont donc peuplés de façon très inégale et incomplète, d'autant plus que seules les rives hébergent des Amphibiens.

Volume des eaux, vitesse du courant, permanence de l'élément liquide sont autant de facteurs de diversification des microhabitats des Amphibiens. Ceux-ci vivant surtout près du bord, la valeur et les variations circadiennes et annuelles des températures sont largement dépendantes du débit, de la densité du couvert végétal et de l'altitude. Le pH est légèrement acide (entre 5,5 et 6,5) pour des stations échelonnées entre la Côte Est et l'Ankaratra (Razarihelisoa, 1979), neutre ou alcalin (entre 7 et 7,5)

Source : MNHN, Paris

dans l'Ouest et le Sud (Kiener, 1963, pl. 54). Des relevés de températures et de pH ont été effectués par l'un de nous au cours de la RCP 225 sur l'Andringitra (Paulian *et al.*, 1972), les Chaînes Anosyennes (Paulian *et al.*, 1973), le Marojezy et l'Itremo (Guillaumet *et al.*, 1975).

Nous distinguerons :

— Les eaux courantes des torrents, dont l'importance à Madagascar est due à son relief tourmenté : *Mantidactylus madecassus*, *Boophis microtympanum*.

— Les eaux calmes des ruisselets et des ruisseaux des plaines et des ruisseaux de montagnes, à faible débit (mouilles) : *Mantidactylus lugubris*, *M. femoralis*, *M. aerumnalis*, *M. curtus*, *M. guttulatus*, *M. grandidieri*, *M. ambohimitombi*, *Boophis laurenti*. Tout comme *Boophis microtympanum* ci-dessus, cette dernière espèce est adaptée au grimper.

— les milieux de transition entre eaux calmes et eaux stagnantes :

• *Mantidactylus ulcerosus*, *M. betsileanus* et *M. biporus* sont inféodés à des eaux peu profondes et à faible débit telles, le plus souvent, les parties calmes des ruisseaux et les petites flaques d'eau temporaires sur la litière, sous le couvert ou en lisière des forêts.

• *Boophis goudoti*, *Mantidactylus alutus* s'observent préférentiellement en eaux plus profondes et plus permanentes (rivières, mares, parties subhorizontales des ruisseaux en montagne, .) aussi bien en forêt qu'en milieux secondaires où ils sont sympatriques avec *Ptychadena mascareniensis*. *Boophis goudoti* manifeste une tendance à grimper.

• *Paradoxophyla palmata* est une espèce très aquatique de petites mares et de mouilles où se développe une abondante végétation aquatique, érigée, aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur des forêts.

— Les eaux stagnantes :

• *Ptychadena* est un habitant permanent des eaux stagnantes exclusivement hors des forêts.

• Diverses espèces des g. *Dyscophus* et *Scaphiophryne* les fréquentent durant la période de reproduction, contrairement à *Aglyptodactylus madagascariensis* et à nombre d'espèces de *Boophis* qui semblent n'y faire que de brefs séjours pour la ponte.

— Les eaux temporaires : *Ptychadena mascareniensis* est répandu dans beaucoup de mares, laisses et bas-fonds ("baiboho" et "matsabory") dans l'Ouest et le Sud.

Les Amphibiens aquatico-terrestres ont des tailles variées, de modérées à grandes. Ce groupe inclut les espèces comestibles (*Mantidactylus grandidieri*, *M. guttulatus*, *Boophis goudoti*), massives et à musculature des membres postérieurs fortement développée, capables de bonds spectaculaires, très allongés, qui leur permettent de rejoindre directement l'abri du milieu liquide à partir du support rocheux ou végétal rivulaire sur lesquels elles stationnaient. Elles sont capables aussi d'une nage vigoureuse, à contre-courant, pour se réfugier sous des rochers submergés.

La coloration des plus aquatiques est surtout brunâtre, parfois vert brunâtre, avec des taches, des bandes ou des ponctuations plus sombres, à contours diffus et, chez quelques espèces, des marques de teintes vives . flancs orange chez *Mantidactylus betsileanus* et *M. ulcerosus* ; taches inguinales jaunâtres chez *M. femoralis* et

Source : MNHN, Paris

M. lugubris ; ponctuations dorsales jaunes constantes chez *Boophis laurenti* et fréquentes chez *B. goudoti.*

Le rythme circadien des Amphibiens typiquement aquatico-terrestres semble surtout crépusculaire bien qu'ils chassent aussi pendant la journée Les mâles chantent en groupe, en général l'après-midi et le soir. Les chants ont une tonalité basse et non mélodieuse.

1.1.2.2. — Arboricoles. Cet ensemble de microhabitats est le plus riche en espèces avec, là encore, de nombreuses transitions. C'est la permanence du séjour sur des supports végétaux bien plus que l'éloignement topographique des cours et des collections d'eau qui traduit l'affranchissement vis-à-vis du milieu aquatique. Ce fut, néanmoins, l'une des voies par laquelle les Amphibiens ont réussi à exploiter des milieux d'autant plus éloignés que leur arboricolie marquait tous les stades de leur cycle de vie.

(*a*) Phytotelmes et cavités. La rétention d'eau dans la concavité des bases foliaires engaînantes, suffisamment espacées pour être accessibles, procure à de nombreux Amphibiens malgaches un microhabitat que l'on peut qualifier d'aquatico-arboricole avec, toutefois, des nuances importantes Si l'accumulation d'eau est quasi-permanente à l'aisselle de certaines gaines, elle est souvent très temporaire dans d'autres, sur le même pied parfois. Les *Pandanus* sont les plus favorables mais seules certaines espèces à feuilles larges et à tiges dressées conviennent : espèces des bords de lagunes comme *P platyphyllus* et formes jeunes dans les sections *Acanthostyla* et *Heterostigma* ; le Ravenale, divers Palmiers et Aracées, notamment *Typhonodorum lindleyanum* qui se développe en milieu inondé, sur le pourtour des lacs, des lagunes et des secteurs d'eaux libres enclavés dans les marécages, sont aussi utilisés.

Les cavités des troncs, les entrenœuds des Bambous, peuvent enfermer de petites collections d'eau, en général temporaires, de même que certaines cavités dans des rochers, d'où leur nom malgache de "ranovato" (pierres à eau).

L'eau, par contre, ne séjourne pas dans les longs pétioles creux des Ravenales et dans les phytotelmes secs des Bananiers ou des Fougères arborescentes.

• Les phytotelmes humides ou secs sont un milieu de repos pour *Mantidactylus depressiceps, M. tornieri, M peraccae, M. liber* qu'un thigmotactisme dorsal très net incite à se glisser, à reculons, dans l'étroit interstice séparant deux bases foliaires contiguës.

Ce microhabitat sert de refuge pour les *Boophis* du gr *tephraeomystax, B. goudoti, Mantella betsileo* et divers *Heterixalus*, formes de végétation plutôt basse, ne manifestant pas de thigmotactisme.

Toutes ces espèces ne pondent pas dans les phytotelmes. Elles deviennent actives le soir et quittent leur abri pour rechercher leur nourriture en sautant sur la végétation, à faible hauteur au-dessus du sol. En période de reproduction, les mâles chantent, groupés, lorsque la nuit est tombée. Leurs chants mélodieux, à tonalité dure, s'entendent très loin.

• Les phytotelmes, par contre, constituent le biotope unique de *Mantidactylus pulcher, M. punctatus, M. albolineatus* et *M. flavobrunneus.* Cette dernière, la plus aquatique, reste longuement immergée dans l'eau des gaines foliaires. Les autres se tiennent le plus souvent sur les feuilles, au-dessus du niveau de l'eau. Ces espèces sont surtout actives l'après-midi et le soir. Leurs chants sont doux et faibles. Leur morphologie et leurs attitudes évoquent une Rainette.

Source : MNHN, Paris

• Phytotelmes et cavités servent à la fois d'abri et de site de ponte pour les Cophylinae arboricoles des g. *Platypelis*, *Cophyla* et, pour quelques espèces, *Anodonthyla* et *Plethodontohyla*. Leur habitus est bien différent de celui d'une Rainette et certains, comme *Anodonthyla boulengeri*, *Plethodontohyla notosticta*, *P. grandis*, etc., se déplacent au sol en marchant et, parfois, en sautant. Le saut n'est pas habituellement utilisé pour les déplacements dans la végétation mais leur adaptation au grimper à l'aide de leurs disques adhésifs, en fait fondamentalement des grimpeurs-marcheurs.

Les adultes se tiennent dans l'eau pendant la reproduction et le mâle y demeure avec les œufs. Le régime typiquement myrmécophage, guide le choix des sites de ponte établis, de préférence, à proximité des nids des Fourmis.

Le rythme circadien d'activité de divers Cophylinae arboricoles, notamment des trois espèces citées ci-dessus est diphasique : le matin de 6 à 8 h et le soir à partir de 16 h. Les chants, émis surtout en saison sèche, alors que la forêt est silencieuse, s'entendent très loin. La distance interindividuelle assez grande entre les mâles qui chantent laisse supposer un comportement territorial

Les autres espèces arboricoles se répartissent sur les troncs, les branches et les feuilles, à différentes hauteurs.

b) Fourrés, broussailles, végétation basse. La conquête de ces milieux est surtout le fait :

— Des espèces des genres *Heteroxalus*, *Boophis* gr. *tephraeomystax* ainsi que de *B. pauliani* qui vivent surtout sur les feuilles de la végétation basse et des broussailles, parfois en plein soleil. Leur rythme circadien est crépusculaire ; les mâles chantent en groupe.

— De *Mantidactylus wittei*, *M. blommersae* et *M. grandisonae* qui vivent le plus souvent au sol, parmi la litière et ne manifestent un comportement quelque peu grimpeur, sur des plantes aquatiques, que pour la reproduction. Là aussi, le rythme circadien est crépusculaire et les mâles chantent en groupe.

— De *Mantidactylus eiselti* et *M. boulengeri* qui sont inféodés à la litière et à la végétation basse des forêts ombrophiles denses, sur les pentes, loin des cours d'eau de thalwegs. Ces espèces ne peuvent supporter la lumière directe du soleil. Leur rythme circadien est diurne. L'espacement assez grand qui sépare les postes de chant des mâles suggère un comportement territorial.

(*c*) Tronc et branches d'arbres en forêt sempervirente.

Mantidactylus aglavei, espèce isolée dans un groupe particulier, semble exclusivement arboricole protégée par son homochromie et ses formations tégumentaires. Elle ne chante que le soir, après la nuit tombée. Son appel est très sonore et mélodieux.

Mantidactylus asper, *M. luteus* et *M. pleiferus* sautent parmi la litière, sous forêt ombrophile ; en période de reproduction, on les observe chantant sur des troncs d'arbres, dans une végétation dense. Les mâles de *M. asper* chantent surtout tôt le matin, de 6 h à 8 h et l'après-midi de 16 h à 18 h, assez loin de l'eau ; ils respectent entre eux de grands intervalles ; leur chant est mélodieux. Cette espèce meurt si elle est exposée à une insolation directe.

Nos observations préliminaires, au Marojezy, en particulier en forêts ombrophiles de basse et moyenne altitudes, laissent penser qu'une succession d'espèces échelonnées tout au long des troncs ait pu s'établir.

(*d*) Canopées, surtout de forêts sempervirentes. Elles sont surtout utilisées par des *Boophis*, dont l'échantillonnage est si problématique que nombre d'espèces restent

Source : MNHN, Paris

à découvrir Ces espèces semblent nocturnes Elles se laissent choir à la recherche de l'eau en période de reproduction. Leurs chants sont mélodieux.

Les principales caractéristiques morphologiques des espèces arboricoles concernent leur taille, leur coloration et leurs formations tégumentaires.

— L'éventail des tailles va de très petites espèces comme *Heterixalus, Anodonthyla boulengeri, Mantidactylus liber, M. wittei, Platypelis pollicaris*, à des formes relativement grandes : *Platypelis grandis, Boophis madagascariensis.*

— Les colorations sont souvent vives, avec une teinte dominante verte ou brune sauf chez les Cophylinés, et des couleurs particulières à tel ou tel groupe naturel d'espèces. Ainsi :

• Dans le g. *Boophis*, les couleurs de fond et les ponctuations rouges, vertes et brunes sont fréquentes. Les dominantes sont le vert dans les groupes *luteus, rappiodes* et *pauliani*, le brun dans le groupe *goudoti*, le rouge dans le groupe *difficilis*, l'argenté et le brun dans le groupe *tephraeomystax*. Les juvéniles de *Boophis madagascariensis, B. untersteini* et du groupe *tephraeomystax* ont une dominante verte qui, après quelques mois, devient brune, en relation avec leur changement de microhabitat.

• Dans le g. *Mantidactylus*, les espèces arboricoles de *Pandanus* du groupe *pulcher* sont de colorations vives, variables selon les espèces (vert pour *M. pulcher*) ; les espèces du groupe *depressiceps, M. argenteus* et *M. redimitus* sont plutôt brunes, tandis que *M. aglavei* et *M. asper* sont d'un beige verdâtre.

• Dans le g. *Heterixalus*, les couleurs vert, vert jaune et argenté dominent, rendant très peu visibles ces petites Grenouilles lorsqu'elles sont immobiles sur les feuilles, en plein soleil. Leur coloration est alors plus claire qu'à l'ombre où la teinte argentée de *H. tricolor* et *H. alboguttatus* devient plutôt d'un gris noir. Les espèces du g *Heterixalus* supportent en général très bien le soleil, contrairement à celles du g. *Boophis*, à l'exception de *B. tephraeomystax.*

• Dans la sous-famille des Cophylinés, s'opposent deux groupes de biologie différente. Les espèces qui se déplacent activement sur les végétaux ont des colorations vives : rouge orange pour *Platypelis barbouri*, brun, vert pour *P. grandis*, rose pour *P. tuberifera*, marron, rose et jaune pour *Cophyla phyllodactyla*, vert olive et brun pour *Plethodontohyla notosticta*, avec des barres transversales sur les membres. Les espèces qui vivent dissimulées dans des cavités sont, au contraire, ternes, marron brun : *Anodonthyla boulengeri, A. rouxae, Platypelis pollicaris.*

— Les formations tégumentaires sont faites d'épines, de denticules, de crêtes irrégulières, particulièrement développées chez les espèces des troncs d'arbres, *Mantidactylus asper* et surtout *M. aglavei*, qu'elles font ressembler à des Lichens.

Dans les genres *Boophis* et *Heterixalus*, par contre, les ornementations sont presque inexistantes, limitées à des replis de peau le long des membres et à un éperon cutané au talon chez *B. madagascariensis*, par exemple. Leur face dorsale est en général plus ou moins lisse, sauf, notamment, *B. granulosus* qui est granuleux et *B. reticulatus* qui a des replis sur le dos.

Les Cophylinés ont des téguments très souvent granuleux, en liaison avec un développement important des glandes cutanées à sécrétions gluantes.

1.1.2.3. — Terrestres. A l'état adulte, ces espèces sont largement indépendantes des milieux aquatiques, dont elles n'hésitent pas à s'éloigner, à la conquête de la plus grande partie des litières sous couvert forestier, et à subsister dans les ruisselets asséchés pendant plusieurs mois consécutifs. Elles comptent des représentants des

Source : MNHN, Paris

genres *Mantella, Laurentomantis* et, dans le genre *Mantidactylus*, des groupes *argenteus, redimitus* et *granulatus* (dont quelques espèces sont aussi grimpeuses), de *M. opiparis* et *M. albofrenatus* ainsi qu'*Aglyptodactylus madagascariensis, Boophis untersteini, Pletodontohyla ocellata, Stumpffia*, etc...

Notons, ici, que *Mantella*, qui manifeste un comportement grimpeur, est fondamentalement une espèce de litière et non un "batracien à biotope végétal" comme l'ont affirmé Millot & Guibé (1951).

Les espèces du g. *Mantella* sont diurnes. *Mantidactylus albofrenatus* et *M. opiparis* sont surtout actives l'après-midi tandis qu'*Aglyptodactylus madagascariensis*, qui cherche sa nourriture au cours de la journée, semble ne chanter que le soir.

Ces Amphibiens se déplacent soit par sautillements, soit par grands bonds gracieux.

Leurs colorations se répartissent en deux catégories opposées :

— homochromes, souvent dans les tons de brun à beige, avec des différenciations épidermiques et des dispositifs cryptiques (barres sur l'œil et sur les membres, ...) qui les rendent peu discernables pour l'Homme dans la litière obscure des forêts denses ;

— très contrastées, associant bleu, jaune, rouge, ... et jouant un rôle avertisseur, en liaison, dans le g. *Mantella*, avec une sécrétion cutanée irritante. Les *Mantella* furent parfois, de ce fait, rangées dans la famille des Dendrobatidés ;

— quelques espèces, comme *Aglyptodactylus madagascariensis* et *Plethodontohyla ocellata*, sont remarquablement homochromes au repos, les membres rapprochés près du corps, et ne dévoilent leurs taches de couleurs vives, très visibles, que lorsqu'elles sautent.

Leurs tailles s'échelonnent depuis de petites formes (*Stumpffia*) jusqu'à des espèces modérément grandes (*Aglyptodactylus*).

1.1.2.4. — Souterrain. Corrélative de l'acquisition d'un comportement spécifique, l'utilisation exclusive du domaine souterrain n'est, semble-t-il, le fait d'aucune espèce d'Amphibiens malgaches. En écartant les espèces qui ne font que se dissimuler aléatoirement, quand elles sont en danger, dans la végétation au ras du sol (dans des touffes de plantes herbacées ou sous la litière), et en limitant le comportement fouisseur à l'utilisation fréquente et à l'aménagement de logettes, de tunnels, etc., nous avons observé une grande diversité éco-éthologique :

— Utilisation de petits couloirs sous la mousse : *Laurentomantis horrida*, au Marojezy.

— Utilisation de cachettes sous des végétaux morts : *Mantella aurantiaca* ; dans l'humus ou le sol meuble : *Dyscophus antongili* ; sous des pierres, loin de l'eau : *Anodonthyla montana* ; ou dans des cavités sèches d'affouillement des berges des ruisseaux. *Platypelis grandis, Plethodonthohyla notosticta, P. alluaudi, Anodonthyla boulengeri* se cachent aussi dans l'humus ou sous les troncs d'arbres morts.

— Utilisation de tunnels : rigoles creusées par l'eau et recouvertes d'une couche épaisse de végétaux morts, en partie décomposés : *Scaphiophryne madagascariensis* dans l'Andringitra.

— Creusement de logettes sous la mousse, sur le pourtour de cuvettes rocheuses : *Anodonthyla montana* pour sa ponte ; dans le sol argileux, souvent sous un tronc mort, sous des pierres ou des mottes de terre : beaucoup d'espèces de *Scaphiophryne, Rhombophryne testudo, Tomopterna labrosa, Dyscophus insularis, Plethodontohyla tuberata* ; dans le sable . *Scaphiophryne brevis*. Seuls ces derniers sont des fouisseurs actifs, les précédents se limitent à un aménagement sommaire de cavités

Source : MNHN, Paris

naturelles par leurs déplacements. Les espèces fouisseuses ont des formes massives, globuleuses, avec des membres ridiculement courts, limitant leurs déplacements à une marche lente et mal assurée et à de petits sauts lourds.

Les colorations sont parfois très vives, dans les tons verts (*Scaphiophryne madagascariensis*) ou rouges (*Dyscophus antongili* et *D. guineti*) ou, parfois, plutôt ternes, beige à brun, avec, le plus souvent, des taches diffuses, très variables d'un individu à l'autre, soit peu distinctes sur la teinte de fond (*Scaphiophryne calcarata* et *S. brevis*), soit, à l'inverse, très contrastées (*S. marmorata*).

Les espèces à comportement fouisseur actif le plus accusé ont développé des dispositifs anatomiques favorisant le creusement : tubercule tarsal et tubercule métatarsien interne, large et aplati, chez *Tomopterna labrosa* ; tubercule tarsal quadrangulaire et tubercule métatarsien interne, large et semi-circulaire, dans le g. *Scaphiophryne* , tubercule métatarsien interne, en forme de houe, chez *Dyscophus antongili*, plus développé chez *D. insularis* ; tubercule métatarsien interne, de grande taille, chez *Plethodontohyla tuberata* et *Rhombophryne testudo*. La technique de fouissage, soigneusement décrite par Razarihelisoa (1979), met en jeu des mouvements alternés de rotation, de bascule et d'oscillation de l'axe du corps, les pattes antérieures étant utilisées pour rejeter le substrat meuble foré par les pattes arrières.

Les espèces fouisseuses semblent inactives en saison sèche. Durant la saison chaude, après de fortes pluies, les espèces des g. *Dyscophus* et *Scaphiophryne* quittent leurs abris à la recherche de flaques d'eau pour se reproduire. Elles se déplacent surtout la nuit, en marchant et en chantant.

Plethodontohyla tuberata et *Anodonthyla montana*, par contre, se déplacent peu et aménagent, à proximité de leur abri en général, de petites logettes humides ou à demi remplies d'eau.

1.1.2.5. — Rupicole. Nombre d'espèces, surtout d'altitude, vivent sur des rochers mais sans que l'utilisation de cette catégorie de microhabitats implique un comportement adaptatif particulier. Parmi les espèces les plus rupicoles, *Anodonthyla montana* qui s'abrite dans des cannelures rocheuses, sous les plaques d'exuviation des dalles d'itacolumites, est fouisseuse passive ; divers Mantidactyles du groupe *lugubris* (*M. femoralis* et *M. lugubris*) ainsi que *M. microtympanum*, sont aquatico-terrestres : l'utilisation de surfaces rocheuses souvent humides et très glissantes est tributaire de leur adaptation à l'escalade.

Toutes ces espèces, de taille modérée à grande, sont remarquablement homochromes sur le substrat, au repos ; leurs taches inguinales et sur les pattes postérieures ne deviennent apparentes que lors d'un saut, susceptibles, peut-être, d'induire une réaction de surprise chez le prédateur.

1.2. — **Pontes** A Madagascar, dans l'état actuel de nos connaissances, tous les Amphibiens sont ovipares.

1.2.1. — *Localisations des pontes.* On distinguera des pontes aquatiques, terrestres et aériennes.

1.2.1.1. — Pontes aquatiques. La taille des collections d'eau et la vitesse du courant sont des facteurs de diversification.

— En faciès lentique : les sites de ponte sont écologiquement bien différents selon qu'il s'agit de petites cuvettes, de marécages sous couvert forestier (*Scaphiophryne calcarata*) ou en plein soleil : mares temporaires naturelles et rizières (*Aglyptodactylus madagascariensis*, *Ptychadena mascareniensis*, *Tomopterna labrosa*), avec

Source : MNHN, Paris

tous les intermédiaires (*Dyscophus insularis*, *D. guineti* et *Boophis* gr *tephraeomystax*). Les pontes s'étalent parfois en très grand nombre à la surface des mares temporaires, attestant de rassemblements importants de reproducteurs à l'arrivée des premières grosses pluies.

Les pontes d'*Heterixalus* représentent un stade de transition avec les pontes aériennes : les œufs sont collés sur des plantes rigides croissant dans l'eau et suivant l'intensité des pluies, les oscillations du plan d'eau les laissent soit émergées, soit immergées, habituellement en plein soleil.

— En faciès lotique, les œufs sont soit collés efficacement sur les herbes aquatiques submergées (*Boophis microtympanum*, *B. rappiodes*), soit pondus libres dans les anses les plus calmes des mouilles qui entrecoupent le cours des torrents (*B. madagascariensis*). Il semble que toutes les espèces du g. *Boophis* ont une ponte aquatique en eaux libres, stagnantes ou courantes.

— Dans les gaines végétales : c'est le site de ponte pour beaucoup de Cophylinae arboricoles.

1.2.1.2. — Pontes terrestres. Les œufs sont déposés soit à la surface du sol, sur la litière (*Mantella* et *Mantidactylus* aquatico-terrestres et terrestres), soit dans des cavités du sol, souvent aménagées par l'adulte fouisseur. Ces logettes peuvent être superficielles, sous la mousse, chez *Anodonthyla montana*, ou souterraines, à des profondeurs pouvant atteindre 40 cm, avec tous les intermédiaires entre elles et des trous remplis d'eau (*Plethodontohyla tuberata*).

1.2.1.3. — Pontes aériennes. Ce terme englobe des pontes accolées ou suspendues à un support rocheux ou végétal, souvent une feuille, par une gangue particulièrement adhésive, souvent teintée en vert. L'emplacement de la ponte est choisi de façon à surplomber une collection d'eau dans laquelle tombe le têtard, lorsque, après l'éclosion, le mucus visqueux se liquéfie. L'humidité ambiante jointe, probablement, à des propriétés hygroscopiques du mucus suffit à préserver ces pontes de la dessiccation.

Des pontes aériennes ont été observées sur les supports suivants : sur des Mousses, à l'ombre, en forêt : *Mantidactylus asper* ; à la face supérieure des feuilles : diverses espèces de *Mantidactylus* du groupe *depressiceps* et *M. liber* ; à la face inférieure des feuilles : *M. blommersae* ; à l'intérieur des gaines végétales, au-dessus du niveau de l'eau chez les *Mantidactylus* du groupe *pulcher*, à l'exception de *M. liber* qui pond sur les feuilles et non dans les gaines ; sur des rochers surplombants, en forêt ombrophile de basse altitude, dans la Réserve du Marojezy, pour des espèces non déterminées.

1.2.2. — *Biologie des pontes.*

1.2.2.1. — Rythmes de reproduction. Razarihelisoa (1979) distingue deux modalités : "une période de reproduction courte, une seule fois par an" (*Heterixalus tricolor* et *Mantella*) et "une période de reproduction plus étalée au long de la saison chaude", avec *Gephyromantis pulcher* comme exemple. De fait, cette dernière dénomination regroupe probablement plusieurs espèces, dont *G.* (*Mantidactylus*) *bicalcaratus*. Dans son ouvrage sur les Amphibiens de Santa-Cecilia, en Equateur, Duellman (1978) distingue quatre patrons de reproduction : continu, opportuniste, sporadique humide et sporadique sec. Ces catégories, susceptibles d'exprimer l'information disponible, nous paraissent transposables à Madagascar avec, toutefois, un point ambigu. Sur la côte Est, à pluviométrie pratiquement permanente, il nous semble arbitraire de distinguer entre un reproducteur "continu" et un reproducteur

Source : MNHN, Paris

génétiquement "opportuniste" qui, par définition, pond toute l'année, après une pluie importante.

— Reproduction continue. *Ptychadena mascareniensis* nous paraît devoir être rangé ici, sauf quand des conditions défavorables, comme l'assèchement des mares temporaires (Isalo) et la température basse de saison sèche sur les Hautes Terres Centrales, l'en empêchent.

— Reproduction opportuniste. Elle intervient pendant toute la saison des pluies : *Mantidactylus liber, M. depressiceps, M. tornieri, M. blommersae, M. wittei, M. betsileanus, M. curtus* et la plupart des formes aquatiques dans ce genre ; *Boophis madagascariensis, B. goudoti* et *B. tephraeomystax* ; ainsi que les espèces du genre *Heterixalus*

— Reproduction sporadique humide. Elle est limitée à une durée d'environ un mois, en saison des pluies. Beaucoup d'espèces paraissent avoir un tel rythme, parmi lesquelles les trois espèces du genre *Dyscophus, Scaphiophryne pustulosa, S. marmorata, S. calcarata, S. brevis*, ainsi que, avec doute, *S. madagascariensis* et *Anodonthyla montana* ; les Cophylinés à mœurs fouisseuses, comme *Plethodontohyla tuberata* ; de nombreuses espèces du g. *Mantidactylus* (*M. asper, M. eiselti*, ..) ; *Aglyptodactylus madagascariensis* et, peut-être, *Tomopterna labrosa*.

Il est possible d'introduire une distinction entre des espèces qui ne se reproduisent que pendant la première moitié de la saison des pluies (novembre-décembre), comme les espèces du g. *Mantella, Boophis idae, Aglyptodactylus madagascariensis, Mantidactylus asper, M. eiselti*, et des espèces qui limitent leurs pontes à la seconde moitié de la saison pluvieuse (janvier-février) : cas de nombreuses espèces du g. *Boophis* Nous proposons les dénominations respectives de *sporadiques humides précoces* et de *sporadiques humides tardives* pour ces deux groupes.

— Reproduction sporadique sèche. Beaucoup plus mal documenté, ce rythme semble être celui de quelques Cophylinae des phytotelmes, comme *Platypelis grandis, P tuberifera, P barbouri* qui vit très haut dans les Palmiers et *Plethodonthohyla notosticta. Anodonthyla boulengeri, A. rouxae* et *Madecassophryne truebae* se reproduisent aussi en saison humide.

1.2.2.2. — Nombre et taille des œufs par ponte. Ces deux paramètres sont partiellement corrélés à la taille de la femelle mature. Duellman & Crump (1974) ont défini un indice appelé facteur de taille ovarien ("ovarian size factor"), égal au rapport entre le produit du nombre d'œufs par leur diamètre et la longueur du corps de la femelle reproductrice mesuré du museau au cloaque : OS – CS (OD)/SVL. Ce facteur n'a été évalué dans aucune espèce malgache. Nous nous en tiendrons à distinguer, sur un plan qualitatif, quatre groupes :

- Des pontes faites d'un grand nombre d'œufs (500 à 1 000) de petite taille, à pigmentation dense, nettement délimitée : *Ptychadena mascareniensis, Boophis goudoti* et les espèces des genres *Dyscophus* et *Scaphiophryne*.
- Des pontes à nombre modéré d'œufs (environ 500), d'un diamètre voisin de 1,5 mm et nettement pigmentés de noir : espèces du g. *Heterixalus*.
- Des pontes de 100 à 300 œufs pigmentés, d'un diamètre de 2-3 mm : la plupart des espèces du genre *Boophis*.
- Des pontes de moins de 100 œufs de grande taille, à pigmentation faible et diffuse chez diverses espèces des genres *Mantella* et *Mantidactylus*, depourvus de pigmentation (œufs blancs ou jaunâtres) chez les Cophylinae des phytotelmes ou des logettes et cavités des arbres.

Source : MNHN, Paris

La signification biologique de ces différences est à aborder aux plans zoogéographique et évolutif.

(*a*) Stratégies r et K. Les différences interspécifiques considérables de fécondité observées peuvent être exprimées en termes de stratégie r et K (Pianka, 1970). L'aptitude de *Ptychadena mascareniensis* à envahir les milieux ouverts secondaires et artificiels est favorisée par sa fécondité élevée et sa reproduction continue ; ceci explique son succès dans l'élimination de *Mantidactylus alutus* qui a le même habitat mais une fécondité 10 fois plus faible.

Il est remarquable, aussi, de constater que la faune des Amphibiens des îles de Nosy Be (16 espèces) et de Nosy Mangabe (10 espèces) (tableau 13) n'a que des représentants à fécondité faible ou modérée.

(*b*) Implications évolutives. La faiblesse numérique de la taille des pontes serait, d'après des arguments d'ordre cytogénétique, un état plésiomorphique (Bogart, 1981), les Phrynobatrachides primitifs ne produisant, par ponte, qu'un petit nombre d'œufs.

Parmi les Amphibiens malgaches, les Mantellidae ont une fécondité réduite : 10 œufs chez *Mantidactylus boulengeri*, 30 œufs chez *M. aerumnalis*, 60 œufs chez *M. liber*, *M. betsileanus* et dans le g. *Mantella*. En règle générale, la ponte des Mantellidae n'excède guère 80 œufs et ces valeurs ne sont atteintes que chez les espèces de grande taille, dont les œufs restent volumineux.

TABLEAU 13. — Liste taxonomique de la faune des Amphibiens de Nosy Be et de Nosy Mangabe.

Nosy Be n = 16	Nosy Mangabe n = 10
Cophyla phyllodactyla	*Plethodontohyla ocellata*
Platypelis milloti	*Platypelis grandis*
Rhombophryne testuda	*Stumpffia psologlossa*
Stumpffia psologlossa	*Stumpffia tridactyla*
Heterixalus tricolor	*Mantidactylus pulcher*
Heterixalus nossibeensis	*Mantidactylus webbi*
Laurentomantis horrida	*Mantidactylus biporus*
Mantidactylus wittei	*Mantella betsileo*
Mantidactylus granulatus	*Mantella laevigata*
Mantidactylus femoralis	*Boophis leucomaculatus*
Mantidactylus ulcerosus	
Mantidactylus betsileanus	
Mantella betsileo	
Mantella madagascariensis	
Boophis madagascariensis	
Boophis tephraeomystax	

Les Cophylinae aussi ont une fécondité réduite : environ 30 œufs (2 mm) chez *Anodonthyla boulengeri* : 60 œufs (3 mm) chez *Plethodontohyla notosticta* et 100 œufs (4 mm) chez *Platypelis grandis*.

Les Rhacophoridae ont, le plus souvent, une ponte un peu plus abondante (100 à 300 œufs) que celle des Mantellidae, le cas limite étant atteint par *Boophis goudoti*, cas exceptionnel dans ce genre.

La taille des pontes des Amphibiens malgaches tend donc à confirmer la théorie de Bogart (1981) relative au caractère plésiomorphe de pontes à nombre réduit d'œufs.

Source : MNHN, Paris

Elle apporte aussi un argument supplémentaire en faveur des relations phylogénétiques de dérivation que nous avons proposées (chapitre 2) entre les Phrynobatrachides primitifs, les Mantellidae et les Rhacophoridae. La ponte des Rhacophoridae malgaches, 100 à 300 œufs, est relativement abondante pour cette famille : Liem (1970) indique des valeurs de 12 à 200 œufs pour les autres genres. Mais nous noterons, d'une part, que les Rhacophoridae malgaches pondent dans l'eau — fait qui semble exceptionnel dans cette famille — et que les valeurs observées sont faibles pour une ponte aquatique et, d'autre part, que le développement embryonnaire est tardif.

Chez les Mantellidae de Madagascar, l'existence d'un développement direct a été observée chez *Mantidactylus asper* ; elle est probable chez *M. boulengeri*. Ces pontes terrestres, à œufs relativement volumineux pour la nutrition de l'embryon et la résistance à la dessication, impliquent une limitation du nombre d'œufs par ponte. La conservation, chez les Mantellidae, d'une ponte non aquatique pourrait être en relation avec leur comportement d'accouplement caractérisé soit par l'absence de véritable amplexus chez des *Mantidactylus* arboricoles : *M. liber* (Blommers-Schlösser, 1975 a), *M. depressiceps* et *M. wittei* (Blommers-Schlösser, 1979 a), soit par sa brièveté et sa fugacité, par exemple chez *Mantella aurantiaca* (Arnoult, 1966). De tels comportements, où le mâle ne maintient pas avec fermeté la femelle, sont incompatibles avec une reproduction en milieu aquatique.

Nous remarquerons, par contre, que les Microhylidae malgaches semblent infirmer la théorie de Bogart (1981) relative au caractère plésiomorphe d'une ponte terrestre. Mais il est, néanmoins, possible que les Cophylinae aient conservé un mode de ponte primitif tandis que les Scaphiophryninae et les Dyscophinae auraient acquis des pontes aquatiques, faites d'un grand nombre de petits œufs.

1.2.2.3. — Soins parentaux. Des observations en laboratoire (Blommers-Schlösser, 1975 b ; Razarihelisoa, 1979) ont confirmé nos observations dans la nature sur la présence constante d'un adulte à proximité de chaque ponte chez beaucoup de Cophylinae, dont *Platypelis grandis*, *Plethodontohyla notosticta* et *P. tuberata*, *Anodonthyla montana*, *A. rouxae* et *A. boulengeri*, ainsi que *Madecassophryne truebae*.

Si, durant les tout premiers jours après la ponte, mâle et femelle en assurent la surveillance, le mâle seul en prend ensuite la charge. En son absence, les pontes ne peuvent se développer (Tyler, 1963 ; Wager, 1965). Elles sont détruites par des moisissures : les soins parentaux ne se limitent pas à une protection contre d'éventuels prédateurs mais traduisent une protection fongicide (Blommers-Schlösser, 1975 b).

Il est curieux d'observer la présence auprès d'un mâle de *Plethodontohyla notosticta* (Blommers-Schlösser, 1975 b ; Razarihelisoa, 1979) ou d'*Anodonthyla montana*, de deux pontes à des stades de développement nettement différents. Il serait intéressant de déterminer si ces pontes proviennents ou non d'une même femelle.

L'oviposition dans le territoire du mâle constituerait une préadaptation au développement de soins paternels qui serait, lui-même, corrélatif d'une fécondation externe (Gross & Shine, 1981).

L'existence chez *Mantidactylus eiselti* et *M. boulengeri* de postes de chant espacés pour les mâles, loin de l'eau, sur les pentes, en forêt ombrophile, et d'œufs peu nombreux (8 à 10), de couleur blanche, de grande taille (3 mm ; 10 mm avec la capsule) sont autant de présomptions en faveur du développement de soins parentaux nécessaires à la protection, contre les prédateurs et la dessiccation, de pontes terrestres à développement direct.

Source : MNHN, Paris

1.3 — **Têtards.** Les milieux occupés par les têtards dépendent de leur type et de leur mode de développement ainsi que, pour ceux qui s'alimentent durant leur état larvaire, de leur mode de vie.

1.3.1. — *Types de développement.* Sa description du cycle du Ranidae *Phrynodon sandersoni* a permis à Anuet (1981) d'introduire la notion de développement semi-direct. Nous distinguerons donc les trois types suivants :

— Développement direct. La larve reste dans les membranes de l'œuf : *Mantidactylus asper*, très probablement *M. eiselti* et *M. boulengeri* et, peut-être aussi, *M. guttulatus* et *M. grandidieri*.

— Développement semi-direct. Le têtard rompt les membranes de l'œuf et peut soit nager ou se déplacer librement Il ne s'alimente pas ; sa croissance s'effectue aux dépens du vitellus et la présence d'une faible couche d'eau ne provoque pas sa mort. Toutes les espèces de Cophylinae dont le développement est connu sont, sans exception, de type semi-direct. Seuls, dans cette sous-famille, les deux genres *Cophyla* et *Rhombophryne* n'ont pas, jusqu'ici, fait l'objet d'observations. Dans le g. *Stumpffia*, l'observation *in utero* d'œufs de grande taille laisse supporter un développement semi-direct.

— Développement à stades libres.

• L'éclosion est tardive quand la ponte est déposée sur des supports végétaux ; les têtards ne présentent pas de branchies externes. Dans le g. *Mantella*, et chez *Mantidactylus aerumnalis*, *M. ulcerosus* et *M betsileanus*, l'éclosion a lieu entre des touffes de Mousses et de debris végétaux ; dans les groupes d'espèces *Mantidactylus* gr. *liber* et *M.* gr. *depressiceps*, la ponte est déposée sur des feuilles surplombant un milieu aquatique ; diverses espèces du g. *Boophis* ont aussi des têtards aquatiques à éclosion tardive (*B. madagascariensis*, ...).

• L'éclosion est précoce quand le têtard développe des branchies externes : espèces du g. *Heterixalus* et *Ptychadena mascareniensis*.

• L'existence d'intermédiaires possibles entre ces deux modalités chronologiques d'éclosion reste jusqu'ici inconnue.

1.3.2. — *Modes de développement.* Duellman (1978) reconnaît 11 modes differents de développement parmi les Amphibiens d'une station forestière de l'Equateur amazonien, Santa Cecilia. Cette classification nous servira d'élément de comparaison avec la faune des Grenouilles de Madagascar qui a fait l'objet des travaux de Millot & Guibé (1951) sur *Gephyromantis* sp., *Plethodontohyla notosticta* et *Platypelis pollicaris*, de Arnoult (1966) sur *Mantella aurantiaca*, Arnoult & Razarihelisoa (1966 ; 1967) sur *Rhacophorus goudoti* et trois espèces du g. *Mantidactylus* (*M. betsileanus*, *M. curtus* et *M. alutus*), de Razarihelisoa (1974 a et b ; 1979) sur *Gephyromantis methueni* (= *G. bicalcaratus*) et *Mantidactylus brevipalmatus* (en réalité = *M. aerumnalis*), ainsi que *Ptychadena mascareniensis*, *Hyperolius arnoulti* (= *M. depressiceps* in part.), *Dyscophus* aff. *guineti* (= *Paradoxophyla palmata*), *Platypelis tuberifera*, *Plethodontohyla notosticta* et *Paracophyla tuberculata* (= *Anodonthyla boulengeri*) ; de Blommers-Schlösser (1975 a, 1975 b, 1979 a, 1979 b, 1982) respectivement sur *Mantidactylus liber*, les Microhylidae, les Mantellidae, les genres *Boophis* et *Heterixalus*.

A Madagascar, nous avons répertorié 13 modes de développement, regroupés en cinq rubriques d'après la localisation de la ponte, qui situe celle de l'éclosion, étape initiale de la vie larvaire, et l'habitat du têtard.

1.3.2.1. — Ponte et larves en eaux libres.

Source : MNHN, Paris

Mode 1 : en eaux courantes : *Boophis microtympanum, B. williamsi, B. untersteini, B.* des groupes *rappiodes, luteus* et *rhodoscelis.*

Mode 2 : en eaux stagnantes : espèces des genres *Dyscophus, Scaphiophryne, Tomopterna labrosa, Ptychadena mascareniensis, Rana tigerina, Aglyptodactylus madagascariensis, Boophis madagascariensis, B. goudoti, B.* groupe *tephraeomystax.*

Mode 3 : en eaux calmes, renouvelées (mouilles) : *Boophis madagascariensis, B. goudoti.*

1.3.2.2. — Ponte dans de petites collections d'eau, au-dessus du sol.

Mode 4 : têtard à développement semi-direct : une dizaine d'espèces des Bambous et des phytotelmes, dont *Plethodontohyla notosticta, Platypelis grandis, P. tuberifera, Anodonthyla boulengeri.*

1.3.2.3. — Ponte sur le sol.

Mode 5 : têtard rhéophile : *Mantidactylus curtus, M. betsileanus, M.* gr. *opiparis.*

Mode 6 : têtard en eaux stagnantes : *Mantidactylus alutus, M. ulcerosus* et espèces du g *Mantella*. Les têtards rejoignent le milieu aquatique à l'occasion de fortes pluies, plus ou moins entraînés par les filets d'eau.

Mode 7 : têtard à développement direct : probablement *Mantidactylus eiselti* et *M. boulengeri.*

Mode 8 : œufs transportés par un adulte : une observation réalisée, en 1966, sur le Tsaratanana (Blanc, 1981) du transport d'une grappe d'œufs attaché à ses pattes postérieures, par un Amphibien indéterminé (déposé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris mais, en apparence, perdu).

1.3.2.4. — Ponte dans une logette aménagée.

Mode 9 : têtard à développement semi-direct : *Plethodontohyla tuberata, Anodonthyla montana.*

1.3.2.5. — Ponte aérienne.

Mode 10 : têtard rhéophile : espèces indéterminées, du Marojezy, connues par leurs œufs fixés sur des feuilles et des rochers moussus : peut-être *Mantidactylus microtympanum* et *M. lugubris* ? La ponte de la plupart des espèces du g. *Heterixalus* est intermédiaire entre une ponte aérienne et une ponte aquatique.

Mode 11 : têtard en eaux libres, stagnantes : g. *Heterixalus, Mantidactylus liber* et des groupes *depressiceps* et *wittei.*

Mode 12 : têtard dans de petites collections d'eau : les œufs sont collés au-dessus du niveau de l'eau et, à l'éclosion, le têtard mène une vie aquatique dans un entrenœud de Bambou ou des phytotelmes : *Mantidactylus* du groupe *pulcher*, à l'exception de *M. liber.*

Mode 13 : têtard à développement direct : *Mantidactylus asper.*

La correspondance entre notre système et celui de Duellman (1978) est le suivant : le mode 1 de Duellman correspond à nos modes 1, 2 et 3 ; mode 2 = mode 4 ; mode 3 (ponte dans des nids construits) : non représenté à Madagascar ; mode 4 = mode 11 ; mode 5 = mode 10 ; mode 6 (ponte dans un nid d'écume) = incertain à Madagascar ; mode 7 = mode 8 ; mode 8 = mode 9 ; mode 9 = mode 7 ; modes 10 et 11 (ponte avec début de développement direct, sur le dos d'une femelle, soit aquatique, soit terrestre) : non représentés à Madagascar.

1.3.3. — *Mode de vie.* Nous ne considérons, ici, que les têtards qui se nourrissent pendant leurs stades libres, aquatiques :

Source : MNHN, Paris

1.3.3.1. — Eaux stagnantes libres. Nous distinguerons :

— Les têtards microphages des Microhylidae : genres *Dyscophus* et *Paradoxophyla*. Chez la plupart des autres Scaphiophryninae, les têtards sont microphages mais consomment aussi les têtards morts de leur propre espèce. Le développement larvaire, de l'oviposition jusqu'au stade juvénile, dure environ 3 semaines chez *Scaphiophryne calcarata* et près de deux mois dans le g. *Dyscophus*. Il s'effectue le plus souvent en eaux temporaires et la métamorphose est achevée avant le début de la saison sèche.

— Les têtards râcleurs ("scrapers") qui râclent le fond, les feuilles immergées, etc. Leur musculature caudale est faible mais la membrane natatoire très développée. Leur appareil buccal en fait des têtards généralisés : *Mantidactylus depressiceps*, *M. tornieri*, *M. wittei*, *M. blommersae*, *M. liber* ; *Aglyptodactylus madagascariensis* ; *Boophis* groupe *tephraeomystax*, *Ptychadena mascareniensis* ; espèces des genres *Heterixalus* et *Mantella*.

— Les têtards râpeurs, à musculature caudale développée : *Mantidactylus ulcerosus*, *M. betsileanus*, *M. biporus*, *M. alutus* ; *Boophis goudoti* et *B. madagascariensis* qui constituent une transition avec les espèces des eaux courantes lentes. Les têtards des espèces de *Mantidactylus* du groupe *ulcerosus* ont tous une musculature caudale développée, comparable aux espèces qui vivent en eaux stagnantes, ainsi qu'un appareil buccal généralisé. Ces caractéristiques traduisent, au plan évolutif, l'occupation d'une niche nouvelle.

Le développement larvaire des têtards râcleurs s'effectue en 1 à 3 mois, en saison chaude, souvent dans des eaux temporaires. Chez quelques espèces, comme *Mantidactylus depressiceps* et *Boophis madagascariensis*, qui se reproduisent durant toute la saison chaude, dans des eaux plus permanentes, le développement se trouve ralenti en saison fraîche et la métamorphose n'intervient qu'en septembre-octobre. L'apparition des juvéniles s'observe alors, pour les plus nombreux, en fin de saison chaude et, pour les autres, en tout début de la saison chaude suivante.

1.3.3.2. — Eaux courantes. La violence du courant est un facteur important dans la distribution des têtards.

— Eaux courantes assez lentes : Ce faciès n'est pas limité aux tronçons à faible pente des cours d'eau, mais, sur les sections à pente plus accusée, représente une part importante de l'eau retenue dans les mouilles, sous les surplombs latéraux du lit, etc., avec toutes les transitions imaginables. La diversité des modes de vie est très large :

• Têtards avec leurs lobes labiaux étalés en surface, capturant les particules transportées par l'eau. Leur queue musculeuse leur permet de se tenir à peu près immobiles dans leur abri : *Mantidactylus* du groupe *albofrenatus*.

• Têtards vivant surtout de particules, accrochés par leur queue aux plantes aquatiques, à mi-profondeur. L'appareil buccal ne comporte que très peu de dents, même par rapport aux formes d'eaux stagnantes. C'est le cas de *Mantidactylus aglavei*, dont le têtard dissimulé dans les amas de plantes aquatiques est d'observation difficile.

• Têtards capturant des particules d'argile (d'après le contenu du tube digestif), tout près du fond, sur les bords des cours d'eau, où le courant est plus lent : *Mantidactylus femoralis* et *M.* sp., connue par un seul têtard. Leur musculature caudale est bien développée ; l'appareil buccal est très réduit : bec corné faible, dents labiales rares.

— Très petits ruisseaux de montagne, limités à un filet d'eau souvent temporaire : *M. curtus*, espèce commune, à appareil buccal généralisé.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14. — Stratégies de vie.

Adulte	Ponte	Têtard	Exemples
aquatico-terrestre	eaux stagnantes		*Ptychadena mascareniensis* *Paradoxophyla palmata*
	sur le sol	rhéophile	*Mantidactylus aerumnalis*
	? ?	eaux calmes	*Mantidactylus ulcerosus* *Mantidactylus betsileanus* *Mantidactylus alutus* *Mantidactylus biporus*
terrestre	eaux stagnantes		*Aglyptodactylus madagascariensis*
	sur le sol	eaux stagnantes	g. *Mantella*
		rhéophile	*Mantidactylus albofrenatus* *Mantidactylus opiparis*
		développement direct	? *Mantidactylus eiselti*
fouisseur	eaux stagnantes		*Scaphiophryne* (plusieurs espèces) g. *Dyscophus* ? *Tomopterna labrosa*
	logette	développement semi-direct	*Plethodontohyla tuberata*
rupicole	logette	développement semi-direct	*Anodonthyla montana*
	aérienne	rhéophile	*Mantidactylus* sp.
	?		*Mantidactylus femoralis*
grimpeur-sauteur	aérienne	développement direct	*Mantidactylus asper*
		eaux stagnantes	*Mantidactylus blommersae* *Mantidactylus wittei*
grimpeur-marcheur	petites collections d'eau aériennes	développement semi-direct	*Plethodontohyla notosticta* *Platypelis grandis* *Platypelis pollicaris* *Platypelis tuberifera* *Anodonthyla boulengeri* *Anodonthyla rouxae*
aquatico-arboricole	eaux calmes		*Boophis goudoti*
	eaux courantes	rhéophile	*Boophis microtympanum* *Boophis williamsi*
	?		*Boophis laurenti*
(petites collections d'eau aériennes)	aérienne	petites collections d'eau aériennes	*Mantidactylus flavobrunneus*

BIB. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14. — Stratégies de vie (*suite*).

Adulte	Ponte	Têtard	Exemples
arboricole	juste au-dessus de l'eau	eaux stagnantes	g. *Heterixalus*
	eaux stagnantes		*Boophis tephraeomystax* *Boophis granulosus* *Boophis idae* *Boophis hillenii*
	eaux calmes		*Boophis madagascariensis*
	eaux courantes	rhéophile	*Boophis rappiodes*
	?		*Boophis erythrodactylus* *Boophis mandraka* *Boophis luteus* *Boophis majori*
	aérienne	eaux stagnantes	*Mantidactylus liber* *Mantidactylus depressiceps* *Mantidactylus tornieri*
	aérienne (?)	rhéophile	*Mantidactylus aglavei*
	aérienne	petites collections d'eau aériennes	*Mantidactylus bicalcaratus* *Mantidactylus punctatus* *Mantidactylus pulcher* ? *Mantidactylus albolineatus*

— Eaux rapides, à courant peu violent : Ces eaux hébergent les têtards de beaucoup d'espèces de *Boophis*, caractérisés par une bouche de taille réduite, bordée par un assez grand nombre de rangées de dents : *Boophis luteus, B. microtympanum*, dans les mouilles ; *B. rappiodes*, sur le bord des ruisseaux.

— Eaux très rapides à fort courant : Dans cet habitat extrême, ne vivent que les têtards de quelques espèces du genre *Boophis* : *B. mandraka, B. erythrodactylus, B. majori, B. williamsi*. Les Mantellidae n'y ont aucun représentant. L'appareil buccal comporte un grand nombre de rangées de dents et de papilles ; la musculature caudale est très développée mais la membrane natatoire est réduite. Ces têtards se collent sur les pierres et, par suite des plantes aquatiques, de la violence du courant et du fort débit des eaux, ils ne sont pas visibles.

La métamorphose des têtards d'eaux courantes intervient toujours entre septembre et novembre, surtout en octobre. En raison de températures plus fraîches, le développement larvaire dure un an et même deux ans pour *Boophis williamsi*.

1.3.3.3. — Petites collections d'eaux confinées des phytotelmes. L'étroitesse physique de ce microhabitat a entraîné des modifications des têtards. Très aplatis, avec un grand bec corné et une nageoire caudale à peu près nulle, ils sont capables de ramper hors de l'eau par des mouvements serpentiformes : *Mantidactylus* du groupe *pulcher*, à l'exception de *M. liber*.

Ces espèces vivent surtout à l'aisselle des feuilles de *Pandanus*, y compris ceux qui poussent sur les dunes côtières orientales (Mananjary), bien plus rarement sur des *Typhonodorum* ou des *Ravenala*. En raison de l'importance des *Pandanus* pour la faune malgache des Amphibiens, il serait intéressant d'explorer ceux qui poussent sur

Source : MNHN, Paris

la côte occidentale. En tout état de cause, l'exploration des pieds adultes qui peuvent atteindre 15 m de hauteur, pose un problème.

2. — Stratégies éco-éthologiques.

La succession des stades dans le cycle de vie des Amphibiens met en jeu 24 enchaînements différents d'habitats à Madagascar (tableau 14) et il est probable que le recensement est inachevé, des observations complémentaires sur le terrain étant nécessaires.

Dans notre système de classement, les adultes arboricoles manifestent la plus grande diversité de stratégies relatives au choix des sites de ponte et aux modes de vie du têtard.

La ponte et, surtout, le développement des têtards en eaux stagnantes est un point de convergence pour des adultes de mœurs variées : aquatico-terrestres, terrestres, fouisseurs, grimpeurs-sauteurs (têtards seulement) et arboricoles (à ponte soit aquatique, soit aérienne).

3. — Répartition des tailles.

Nous ne disposons que d'un nombre très limité de mensurations corporelles (voir la première partie de cet ouvrage). Nous avons pris en compte la valeur maximale des dimensions museau-anus, susceptible d'être, pour la majorité des cas, une valeur indicative des tailles moyennes adultes. Cent vingt-neuf espèces sont prises en considération, à l'exception de *Rana tigerina* introduite, des deux espèces connues par le seul stade têtard et de *Mantella cowani* pour laquelle nous ne disposons pas de données (en tout état de cause, sa taille est du même ordre de grandeur que celle des autres espèces congénériques).

3.1. — **Résultats globaux.** Les valeurs numériques sont regroupées par classes de 5 mm (fig. 154). Près du quart des espèces (31, soit 24 %) ont une taille comprise entre 26 et 30 mm et 107 espèces (83 %) n'excèdent pas 50 mm. L'espèce la plus petite est *Stumpffia tridactyla* . 11 mm, et la plus grande *Mantidactylus guttulatus* : 120 mm

3.2. — **Distribution par taxa** (fig. 155). Les taxa suivants ont développé des tailles supérieures à 75 mm :

— Microhylidae : g. *Dyscophus* (Dyscophinae) ; g. *Plethodontohyla* et *Platypelis* (Cophylinae).

— Ranidae : g. *Tomopterna*.

— Mantellidae : g. *Mantidactylus* : uniquement le groupe *guttulatus*.

— Rhacophoridae : g. *Boophis* : groupes *goudoti, luteus* et *tephraeomystax*.

A l'opposé, les groupes génériques suivants ne renferment que des espèces de petite taille (inférieure à 30 mm) :

- genres *Paradoxophyla, Madecassophryne* et *Stumpffia* (Microhylidae) ;
- genres *Laurentomantis* et *Mantella* (Mantellidae) ;
- les groupes d'espèces *rappiodes* et *pauliani* du genre *Boophis* (Rhacophoridae).

II. RELATIONS INTERSPÉCIFIQUES DANS LES COMMUNAUTÉS D'AMPHIBIENS.

En l'absence de documents suffisants sur les relations interspécifiques, nous nous limiterons, ici, d'une part, à illustrer l'étude ci-dessus par la description de

Source : MNHN, Paris

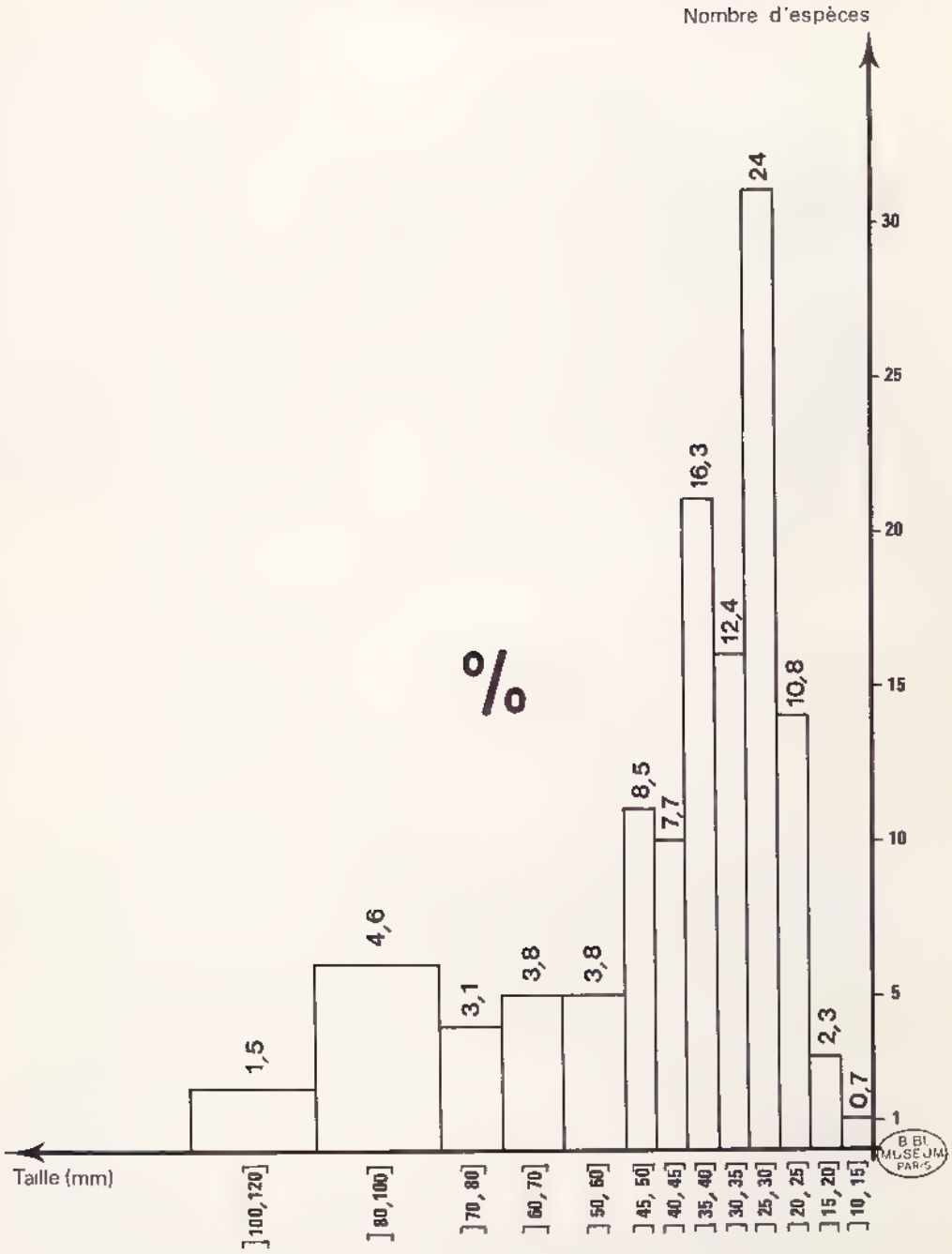


Fig. 154 : Répartition des tailles par classes de 5 mm.

Source : MNHN, Paris

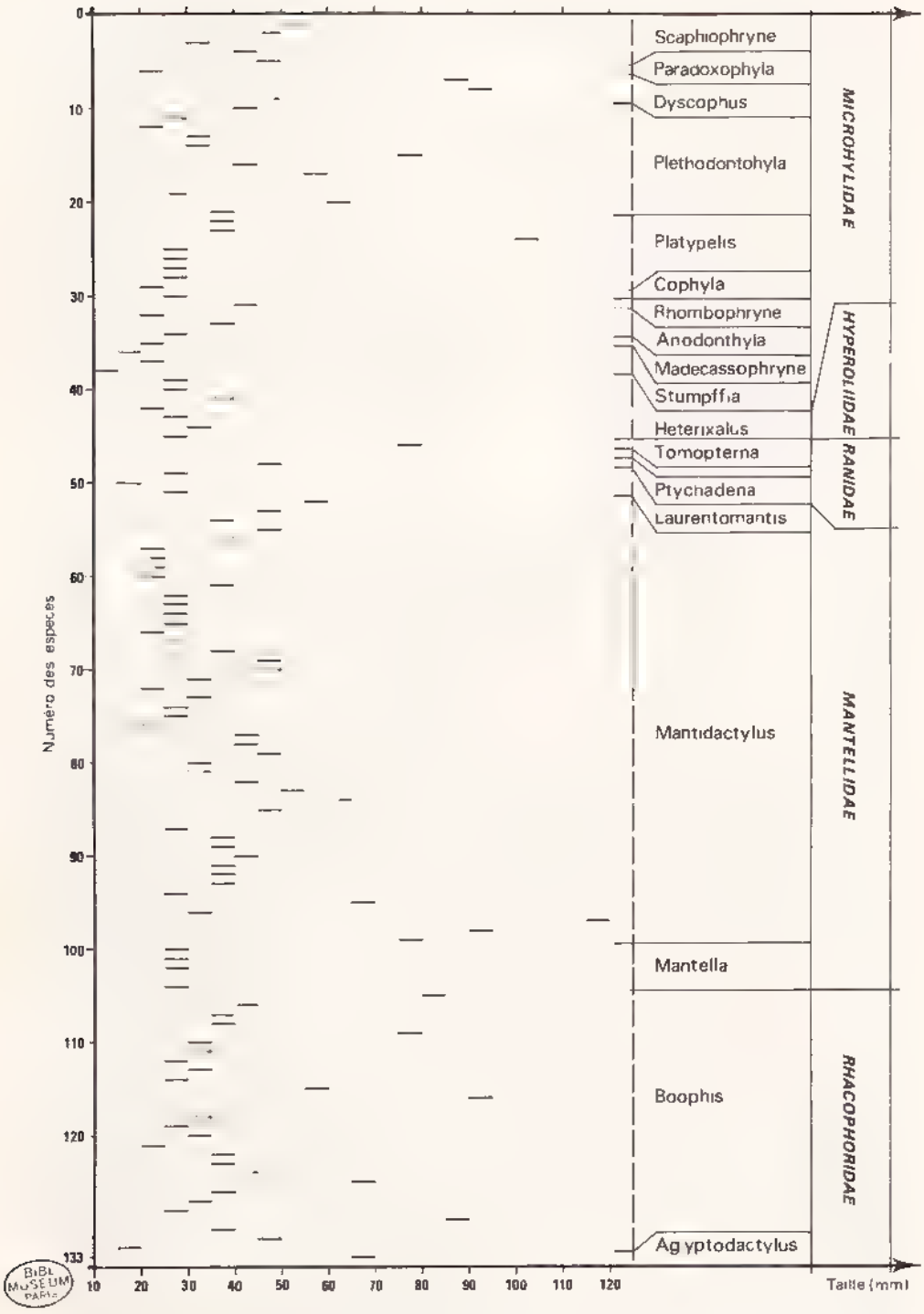


Fig. 155 : Répartition des tailles par groupes taxonomiques.

BIBL. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

l'organisation spatiale de quatre communautés d'Amphibiens et, d'autre part, à effectuer une brève mise au point sur les prédateurs et les parasites des Amphibiens malgaches.

1. Organisation de quatre communautés d'amphibiens.

Nous décrirons les communautés de Grenouilles représentatives de quatre stations échelonnées le long d'un transect transversal : Ankarafantsika, Ankaratra, Périnet et Tamatave. Les caractéristiques du milieu végétal ont été décrites plus haut.

Nous distinguons, sur un schéma, les habitats préférentiels des adultes répertoriés par leur numéro d'ordre (n) et, quand ils sont connus, ceux des têtards correspondants (n') ainsi que, plus rarement, des œufs (n").

1.1. — **Station d'Ankarafantsika.** Dans cette station de basse altitude (200 m), occidentale mais dont les rives des cours d'eau et du lac d'Ampijoroa portent une végétation dense largement sempervirente, 9 espèces ont été recensées (tableau 15). Les principaux milieux aquatiques représentés sont de petites mares temporaires sous couvert forestier ou dans des clairières, des ruisseaux et des étangs permanents, bordés de plantes aquatiques (fig. 156).

Tableau 15. — Liste des espèces dans la station de l'Ankarafantsika.

3 - *Scaphiophryne calcarata*
9 - *Dyscophus insularis*
36 - *Stumpffia psologlossa*
39 - *Heterixalus betsileo*
46 - *Tomopterna labrosa*
57 - *Mantidactylus wittei*
90 - *Mantidactylus ulcerosus*
91 - *Mantidactylus betsileanus*
125 - *Boophis tephraeomystax*

1.2. — **Station de l'Ankaratra.** Cette station montagnarde, à des altitudes comprises entre 1 800 m et 2 600 m, du domaine oriental, compte 20 espèces d'Amphibiens (tableau 16). Les milieux aquatiques caractéristiques sont, ici, les petits ruisselets temporaires des croupes et des crêtes, les torrents à cours rapide, souvent entrecoupés de mouilles calmes, les ruisseaux à débit abondant et relativement rapide, les mares temporaires à l'ombre des arbres et des marais d'extension très variable au cours de l'année (fig. 157).

1.3. — **Station de Périnet.** Située entre les deux falaises, en moyenne altitude (900 à 1 000 m) et en forêt orientale dense ombrophile, c'est, avec ses 51 espèces, la station la plus riche (tableau 17). Nous sommes encore loin de comprendre si, dans de tels milieux naturels, la partition écologique des divers stades du cycle de vie dans cette communauté a un sens biologique (fig. 158).

Mantidactylus mocquardi n'est, jusqu'ici, connue que de la région de Rogez. L'aire de répartition connue de *Mantella aurantiaca* est restreinte. Outre les petites collections d'eau des phytotelmes, les principaux milieux aquatiques exploités par les Amphibiens sont les ruisselets et les torrents à cours rapide, les mouilles, les ruisseaux et rivières à cours calme, les mares temporaires ou permanentes sous forêt, sans plantes aquatiques, les étangs et marécages à végétation aquatique plus ou moins

Source : MNHN, Paris

abondante, entourés d'une ceinture de Crinums, de Typhonodorums, voire de Bananiers.

TABLEAU 16. — Liste des espèces dans la station de l'Ankaratra.

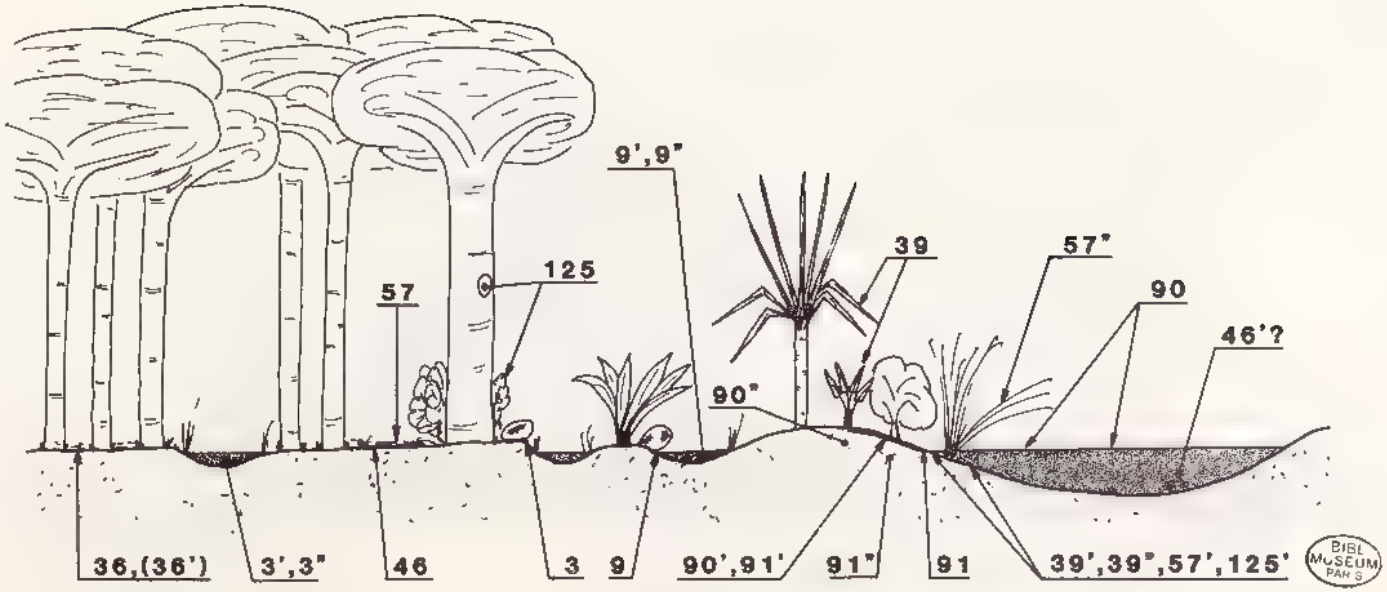
2 - *Scaphiophryne pustulosa*
16 - *Plethodontohyla tuberata*
39 - *Heterixalus betsileo*
59 - *Mantidactylus domerguei*
74 - *Mantidactylus boulengeri*
83 - *Mantidactylus femoralis*
88 - *Mantidactylus opiparis*
89 - *Mantidactylus aerumnalis*
92 - *Mantidactylus curtus*
94 - *Mantidactylus alutus*
95 - *Mantidactylus ambohimitombi*
96 - *Mantidactylus madecassus*
104 - *Mantella madagascariensis*
105 - *Boophis goudoti*
113 - *Boophis majori*
115 - *Boophis luteus*
120 - *Boophis erythrodactylus*
121 - *Boophis mandraka*
122 - *Boophis microtympanum*
123 - *Boophis williamsi*

TABLEAU 17. — Liste des espèces dans la station de Périnet.

5 - *Scaphiophryne marmorata*
6 - *Paradoxophyla palmata*
13 - *Plethodontohyla bipunctata*
21 - *Plethodontohyla notosticta*
22 - *Platypelis tuberifera*
24 - *Platypelis grandis*
25 - *Platypelis pollicaris*
29 - *Platypelis barbouri*
32 - *Anodonthyla boulengeri*
38 - *Stumpffia tridactyla*
39 - *Heterixalus betsileo*
49 - *Laurentomantis horrida*
54 - *Mantidactylus depressiceps*
55 - *Mantidactylus tornieri*
60 - *Mantidactylus blommersae*
63 - *Mantidactylus liber*
64 - *Mantidactylus pulcher*
65 - *Mantidactylus bicalcaratus*
66 - *Mantidactylus albolineatus*
68 - *Mantidactylus flavobrunneus*
69 - *Mantidactylus aglavei*
70 - *Mantidactylus redimitus*
75 - *Mantidactylus eiselti*
80 - *Mantidactylus asper*
82 - *Mantidactylus lugubris*
83 - *Mantidactylus femoralis*
84 - *Mantidactylus mocquardi*
85 - *Mantidactylus majori*
88 - *Mantidactylus opiparis*
91 - *Mantidactylus betsileanus*
92 - *Mantidactylus curtus*
93 - *Mantidactylus biporus*
97 - *Mantidactylus guttulatus*
98 - *Mantidactylus grandidieri*
100 - *Mantella aurantiaca*
104 - *Mantella madagascariensis*
105 - *Boophis goudoti*
108 - *Boophis untersteini*
109 - *Boophis madagascariensis*
110 - *Boophis reticulatus*
112 - *Boophis difficilis*
114 - *Boophis miniatus*
115 - *Boophis luteus*
118 - *Boophis rappiodes*
119 - *Boophis viridis*
120 - *Boophis erythrodactylus*
126 - *Boophis granulosus*
127 - *Boophis idae*
128 - *Boophis hillenii*
132 - *Boophis pauliani*
133 - *Aglyptodactylus madagascariensis*

1.4. — **Station de Tamatave.** Représentative de la région côtière orientale de basse altitude (0 à 200-300 m) dans sa partie centrale, elle rassemble 32 espèces (tableau 18). Les végétaux à phytotelmes y sont abondants, de même que les marécages et les lagunes proches de la côte. Outre les petits ruisseaux drainant les collines, les cours d'eau sont surtout le fait de fleuves à cours lent, avec des mouilles substagnantes et de petites mares forestières (fig. 159).

Source : MNHN, Paris



BIBL MUSEUM PARIS

Fig. 156 : Schéma de la répartition des Amphibiens dans l'Ankarafantsika.

Source : MNHN, Paris

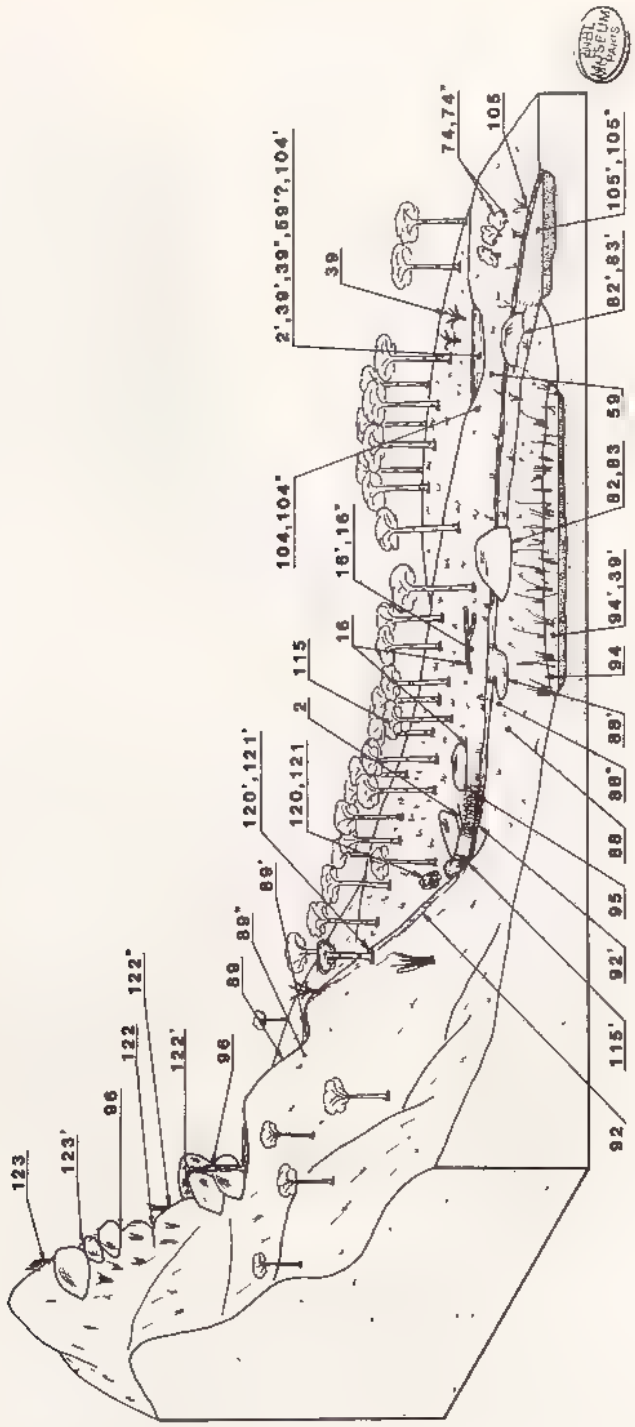


Fig. 157 : Schéma de la répartition des Amphibiens dans l'Ankaratra.

Source · MNHN, Paris

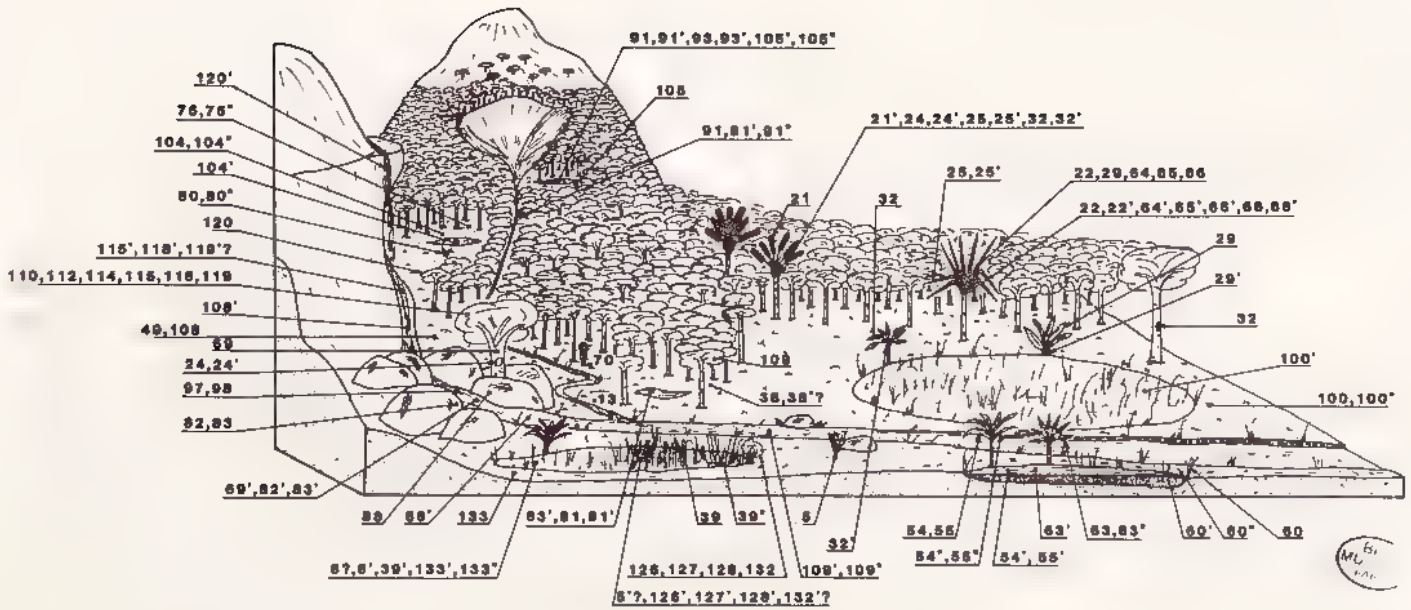


Fig. 158 : Schéma de la répartition des Amphibiens à Périnet.

Source : MNHN, Paris

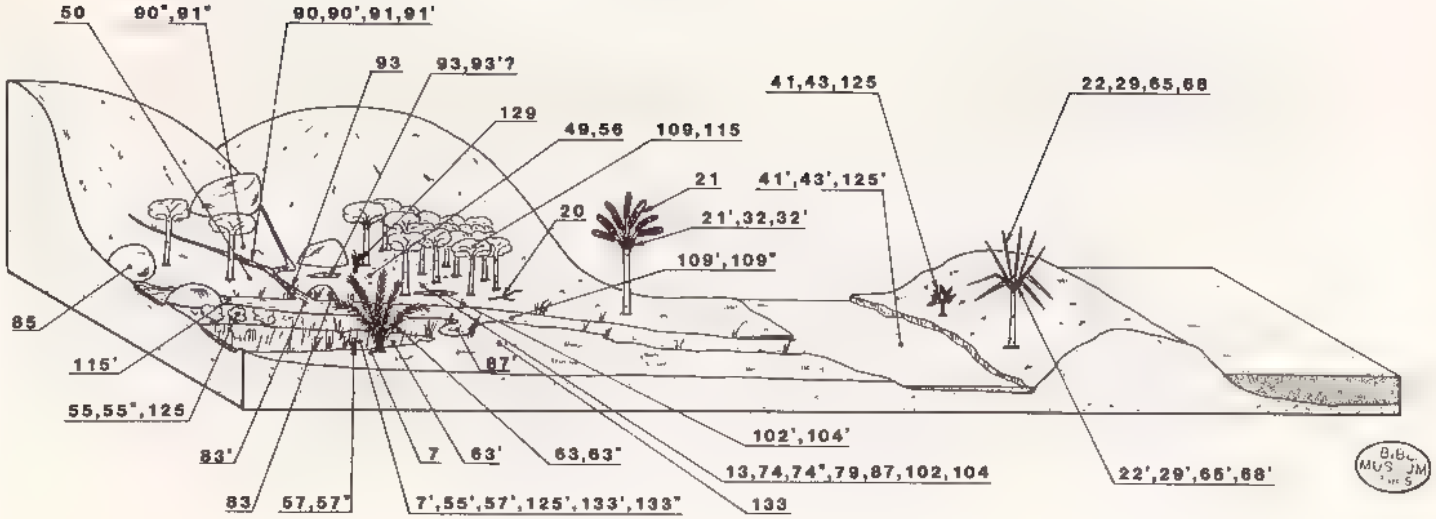


Fig. 159 : Schéma de la répartition des Amphibiens à Tamatave

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 18. — Liste des espèces dans la station de Tamatave

7 - *Dyscophus antongili*
13 - *Plethodontohyla bipunctata*
20 - *Plethodontohyla ocellata*
21 - *Plethodontohyla notosticta*
22 - *Platypelis tuberifera*
29 - *Platypelis barbouri*
32 - *Anodonthyla boulengeri*
41 - *Heterixalus madagascariensis*
43 - *Heterixalus tricolor*
49 - *Laurentomantis horrida*
50 - *Laurentomantis malagasia*
55 - *Mantidactylus tornieri*
56 - *Mantidactylus argenteus*
57 - *Mantidactylus wittei*
63 - *Mantidactylus liber*
65 - *Mantidactylus bicalcaratus*
68 - *Mantidactylus flavobrunneus*
74 - *Mantidactylus boulengeri*
79 - *Mantidactylus luteus*
83 - *Mantidactylus femoralis*
85 - *Mantidactylus majori*
87 - *Mantidactylus albofrenatus*
90 - *Mantidactylus ulcerosus*
91 - *Mantidactylus betsileanus*
93 - *Mantidactylus biporus*
102 - *Mantella laevigata*
104 - *Mantella madagascariensis*
109 - *Boophis madagascariensis*
115 - *Boophis luteus*
125 - *Boophis tephraeomystax*
129 - *Boophis opisthodon*
133 - *Aglyptodactylus madagascariensis*

2. — PRÉDATEURS DES AMPHIBIENS À MADAGASCAR.

Il n'existe pas, à notre connaissance, de travaux quantitatifs concernant l'impact des prédateurs sur les Amphibiens à Madagascar. Nous résumerons donc les principales observations disponibles, dont la précision est très variable selon les groupes taxonomiques.

2.1. — **Mammifères.**

2.1.1. — *Carnivores.* Ce sont d'importants prédateurs d'Amphibiens (Albignac, 1973 : 184 et comm. pers., 1984). A l'exception des Chats sauvages, tous sont des Viverridae. Les Amphibiens constituent les proies préférentielles des espèces suivantes : *Fossa fossana* (Fossinae), *Galidia elegans, Salanoia concolor* et *Galidictis fasciata* (Galidiinae), tous habitants de la forêt ombrophile, ainsi que *Mungotictis decemlineata* (Galidiinae) dont les deux sous-espèces sont limitées aux forêts sèches de l'Ouest et du Sud.

Viverricula indica (Viverrinae), qui fréquente aussi les marais, en fait ses proies courantes. *Eupleres goudoti* (Fossinae), des forêts orientales et des zones marécageuses, capture plus occasionnellement des Amphibiens comme en attestent l'observation d'un contenu stomacal et des essais d'appétabilité en captivité *Cryptoprocta ferox* (Cryptoproctinae) est la seule espèce qui ne semble pas consommer d'Amphibiens.

2.1.2. — *Primates.* Il n'existe pas de données précises sur la prédation des Amphibiens par les Lémuriens (Petter *et al.*, 1977), mais il est fort vraisemblable que les espèces à régime alimentaire omnivore, comme les Microcèbes, consomment des Amphibiens.

Leur action doit s'exercer principalement aux dépens des Amphibiens arboricoles des phytotelmes et des canopées relativement à l'abri des Carnivores. Il est possible que les Cophylinae et les *Mantella* aposématiques, soient protégés par leurs sécrétions cutanées.

2.2. — **Oiseaux.** Les observations rapportées par Milon *et al.* (1973) et les contenus stomacaux de quatre Ardeidae (Razarihelisoa, 1979 : 96) montrent que les

Source : MNHN, Paris

espèces suivantes consomment, souvent en abondance, des Amphibiens bien qu'aucune d'elles, sauf peut-être *Tyto soumagnii*, n'en fasse son régime alimentaire exclusif.

Ardeidae :	*Egretta alba melanorhynchos* *Bubulcus i. ibis* *Ardeola ralloides* *Melanophoyx ardesiaca* *Ixobrychus minutus podiceps*
Scopidae :	*Scopus umbretta bannermanni*
Threskiornithidae :	*Plegadis f. falcinellus*
Falconidae :	*Buteo brachypterus* *Circus aeruginosus macrosceles*
Strigidae :	*Ninox superciliaris* *Tyto soumagnii*
Vangidae :	*Vanga curvirostris*

Il est certain que cette liste est fort incomplète. Les Amphibiens de milieux ouverts, avec au premier rang d'entre eux la prolifique espèce *Ptychadena mascareniensis*, payent, sans doute, le plus lourd tribut à la prédation aviaire.

2.3. — **Reptiles.** Les ordres de Reptiles représentés à Madagascar renferment des prédateurs potentiels d'Amphibiens aux stades adulte ou larvaire.

Crocodyliens :	*Crocodylus niloticus*
Chéloniens :	Les Tortues aquatiques Pleurodires, de la famille des Pelomedusidae, *Pelomedusa subrufa*, *Pelusios subniger* et *Erymnochelys madagascariensis* sont carnivores.
Squamates :	Les Boidae, *Acrantophis madagascariensis*, *A. dumerilii* et *Sanzinia madagascariensis* ainsi que les Colubridae aquatiques ou arboricoles des genres *Liopholidophis*, *Lioheterodon*, *Madagascarophis*, par exemple, sont des prédateurs d'Amphibiens.

2.4. — **Amphibiens.** Pratiquement rien n'est connu sur les relations trophiques interspécifiques entre Amphibiens aux divers stades de leur cycle de vie. L'effet néfaste sur leur faune endémique de l'introduction de l'énorme *Rana tigerina* est attribué à sa prédation directe.

2.5. — **Poissons.** La faune des Poissons d'eau douce est peu diversifiée (Arnoult, 1959 ; Kiener & Maugé, 1966) mais plusieurs espèces marines, euryhalines pénètrent assez loin dans les estuaires Nous devons à Kiener (1963) les données suivantes sur les espèces carnivores ou omnivores susceptibles de consommer des Amphibiens :

Anguillidae :	*Anguilla mossambica* ou "Amalomainty" : carnivore, fréquent dans toute l'île (50 % de petits Vertébrés dans son régime alimentaire).

Source : MNHN, Paris

	Anguilla marmorata ou "Amalombandana" : carnivore, répandu de la Côte jusqu'à 1 400 m d'altitude.
Bagridae :	*Arius madagascariensis* ou "Gogo" : carnivore, espèce euryhaline côtière.
Gobiidae :	*Gobius giuris* ou "tohobe" : carnivore, côtier (0-400 m).
Cichlidae :	*Paratilapia polleni* ou "marakely" : omnivore, présent dans la plus grande partie de l'île.

Il est probable que cette liste doive être complétée par d'autres espèces de Cichlidae et, peut-être, d'Eleotridae du g. *Eleotris*.

Parmi les espèces introduites, nous relevons notamment :

Centrarchidae :	*Micropterus salmoides*, le Black-bass : carnivore, largement disséminé sur les Hautes Terres Centrales et en moyennes altitudes.
Salmonidae :	*Salmo fario* et *Salmo irideus* : carnivores, acclimatées en montagne, entre Tananarive et Fianarantsoa, au-dessus de 1 400 m, surtout dans l'Ankaratra

3. — PARASITES. L'incidence du parasitisme dans l'organisation fonctionnelle et l'évolution d'une communauté est souvent négligée. La parasitologie des Amphibiens malgaches n'a fait l'objet jusqu'ici que d'un nombre limité d'investigations. Il est surprenant que la plupart d'entre elles concernent précisément l'espèce banale, ubiquiste, non endémique *Ptychadena mascareniensis*.

3.1. — **Parasites de *Ptychadena mascareniensis*.** Les travaux de Chabaud & Brygoo (1958 a et b) ; Chabaud, Brygoo & Petter (1961) ; Deblock & Capron (1962) ; Euzet & Combes (1964) ; Richard, Chabaud & Brygoo (1968) ont fait connaître une faune parasitologique relativement diversifiée pour cette espèce :

— Nématodes : *Aplectana courdurieri* dans l'intestin, *Rhabdias madagascariensis* dans les poumons.

— Trématodes Digènes : *Astiotremata* (*Biguetrema*) *tananarivense* et *Plagiorchis momplei*, dans l'intestin antérieur et moyen ; *Diplodiscus brevicoeca*, dans l'intestin postérieur ; *Polystoma brygoonis*, *Gorgoderina insularis* et *Gorgodera* sp. dans la vessie ; des métacercaires d'*Echinostoma caproni* dans le rein.

Il est notable qu'en dépit de cette faune diversifiée et des taux d'infestation souvent importants, le dynamisme démographique de cette espèce est particulièrement élevé.

3.2. — **Parasites des Amphibiens endémiques.** Nous avons eu connaissance des travaux suivants :

— Microhylidae : *Dyscophus antongili* : deux Nématodes : *Raillietnema petterae* et *R. parapetterae* décrits par Prod'hon (1968). — *Anodonthyla montana* (RCP 225) : *Acanthocephalus domerguei* décrit par Golvan *et al.* (1972).

— Rhacophoridae : *Boophis goudoti* et *B. madagascariensis* : deux Nématodes *Falcaustra golvani* et *Omeia* (= *Harentinema*) *ambocaeca* (Chabaud & Brygoo, 1957).

Source : MNHN, Paris

— *Boophis* sp. de l'Andringitra (RCP 225) : une Filaire, *Madochotera landanae*, est décrite par Prod'hon & Bain (1975).

Enfin, en 1968, Bain & Brunhes font connaître une Filaire, *Madochotera alata* chez une Grenouille arboricole, non identifiée, récoltée le 7.IV.1964 à Ranomafana.

Les parasites externes sont peu nombreux et se limitent à quelques observations d'Hirudinés, fixés au niveau de l'œil, et de macules rouges, chez des adultes et des têtards, dues peut-être à des Acariens.

III. CARACTÉRISTIQUES DES FACTEURS PHYSIQUES DU MILIEU

Nous avons mis en évidence d'importantes différences dans la richesse spécifique en Amphibiens des divers secteurs de la Grande Ile et inventorié de nombreux habitats occupés par ces animaux au cours de leur cycle de vie. Il devient maintenant nécessaire de préciser les caractéristiques abiotiques des milieux dans lesquels ces cycles s'inscrivent.

S'agissant d'Amphibiens, Vertébrés plutôt mal équipés contre la dessication, la disponibilité de l'eau apparaît un facteur primordial conditionnant l'utilisation de nombreux habitats. Cet élément doit être considéré sous ses différents aspects physiques, aussi bien à l'état liquide, soit en collections et cours d'eau, soit sous formes de pluies, qu'à l'état de vapeur régissant l'hygrométrie de l'air.

La température, par ses variations circadiennes et annuelles, est susceptible d'influencer l'activité des Amphibiens, animaux hétérothermes, aux moyennes altitudes et dans les régions élevées et montagneuses, surtout quand la saison fraîche coïncide avec une réduction de la pluviométrie. La température moyenne minimale du mois le plus froid apparaît jouer un rôle important dans la distribution des végétaux (Cornet, 1974) et, probablement, des animaux.

Le couvert végétal intervient, par sa structure complexe, en fournissant des habitats spécialisés : nous avons vu, dans quelques exemples de communautés d'Amphibiens (§ 4-II), qu'un même arbre peut abriter jusqu'à 15 espèces différentes. Mais il confère aussi, à un grand nombre d'espèces, un écran indispensable contre l'insolation directe ainsi que l'atmosphère confinée, souvent saturée de vapeur d'eau, qui leur est nécessaire.

L'orographie et, partiellement, la nature et la structure du sol, influencent la vitesse du courant et les caractéristiques morphologiques des thalwegs, tant en termes de profils en long et en travers que de couvert végétal.

L'axe de reliefs, orientés Nord-Sud, qui sur les 1 500 km de longueur de l'Ile relie une série de massifs, forme une barrière pratiquement continue, ne ménageant que les deux seuils élevés de Mandritsara et de Vondrozo. Compte-tenu de la situation intertropicale de Madagascar et bien que n'atteignant pas 3 000 m d'altitude, l'impact de cette dorsale sur la circulation aérienne, dans cette partie du globe, induit entre ses deux versants des différences considérables sur le climat et la végétation. La position de ces reliefs, ligne de partage des eaux entre l'Océan Indien et le Canal de Mozambique, en moyenne trois fois plus proche de l'Est que de l'Ouest, entraîne une forte dissymétrie des pentes, accusée sans doute par les systèmes de fractures crustales responsables de la rectitude du rivage oriental. S'il reste prématuré de vouloir dégager le rôle des divers facteurs physiques du milieu sur le peuplement actuel des Amphi-

Source : MNHN, Paris

biens, nous nous limiterons à indiquer, pour chaque secteur, les caractéristiques marquantes des plus importants.

L'analyse de la mise en place du peuplement implique aussi la prise en compte d'une composante évolutive biologique, elle-même en étroite connexion avec l'évolution du cadre physique. Nous résumerons brièvement, dans un second paragraphe, nos principales connaissances sur les changements climatiques intervenus dans un passé proche.

1. — Facteurs physiques actuels du milieu.

1.1. — **Versant oriental.** Limité, d'un côté, par d'immenses falaises atteignant parfois 1 000 m de hauteur, précédées par des reliefs faibles, typiquement en coupoles et, de l'autre côté, par les lagunes côtières reliées par le canal des Pangalanes, ce versant n'excède guère 100 km de largeur. L'alizé permanent et le courant marin Sud-Equatorial chaud atténuent l'influence de la latitude : les températures moyennes annuelles ne s'étagent qu'entre 26°, de Diégo-Suarez à Sambava, et 23° dans le quart Sud-Est (Ravet, 1956). La pluviométrie est élevée, presque partout supérieure à 1 600 mm, jusqu'à 3 600 mm et plus dans la région d'Antongil, et les isohyètes moyennes annuelles sont sensiblement parallèles à la Côte Est (Ravet, 1958). Les reliefs bénéficient de préciptations accrues, avoisinant 3 000 mm d'eau Ces pluies d'alizés sont bien réparties et, à l'exception de l'Extrême-Nord, aucun mois n'est sec selon la formule de Prescott (Riquier, 1959). L'hygrométrie relative moyenne annuelle dépasse 80 % (d'après Ravet, 1948).

Les bioclimats caractéristiques (Morat, 1969) sont le Perhumide chaud et le Perhumide tempéré, passant, dans les régions de Sambava et de Fort-Dauphin, à l'Humide chaud (fig. 160). Le tableau 19 en rassemble les principaux paramètres.

L'amplitude de la variation thermique quotidienne est faible : 3,4 à 8,1°.

Notons que la Montagne d'Ambre constitue une enclave du Perhumide tempéré.

Les fleuves sont nombreux, en général courts bien que, en raison des fractures, le cours anguleux du Mangoro atteigne 300 km et celui de la Mananara 400 km Le débit est fort, permanent, peu variable quand la forêt subsiste, et l'absence d'accès direct à la mer favorise l'extension des marécages dans la plaine côtière Les eaux sont acides : leur pH varie de 5,1 à 6,8 (Kiener, 1963 ; Razarihelisoa, 1979).

1.2. — **Région du Sambirano.** Avec des moyennes annuelles de températures de 24 à 26° et de pluviométrie de 1 800 à 2 000 mm, due à des phénomènes, induits par le massif du Tsaratanana, de convergence et d'ondulations cycloniques génératrices de pluies (Donque, 1972), cette région bénéficie d'un bioclimat de type Humide chaud selon Morat (1969). L'existence de 4, sinon 5 mois secs, partiellement atténués par des brouillards, incite Cornet (1974) à la ranger plutôt dans l'étage Subhumide.

1.3. — **Hautes Terres Centrales.** Du Massif du Tsaratanana au Rebord Manambien, les Hautes Terres sont formées par les vestiges de grandes pénéplaines cristallophylliennes ou "tampoketsa", situées à des altitudes de 900 à 1 600 m, d'où l'ancienne dénomination de Hauts-Plateaux, et disséqués par l'érosion en collines arrondies ou "tanety". Localement, la couverture latérique des tanety et des tampoketsa est entaillée par d'étroits sillons ou "tevana" ou, le plus souvent, par des ravins encaissés et digités, caractéristiques : les lavakas, témoins de cycles successifs d'érosion dont l'actuel est particulièrement actif.

Les Hautes Terres sont surmontées par des massifs granitiques (Andringitra),

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 19. — Principaux paramètres des biochimats représentés à Madagascar.

Biochimat	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Perhumide chaud 800 m	21 - 24	12 - 14	28	3,3 (Anosibe)	36,6	2000 - 3700	186 - 249	0	0	Forêt dense humide sempervirente de basse et moyenne altitudes.
Perhumide tempéré 1600-1800 m	21 - 23	> 10	< 31	2,9	38	1850 - 2915	150 - 220	(0)	1	Forêt dense humide sempervirente de haute altitude.
Perhumide froid 1600-1800 m (Manjakatompo)	15,5	8,9	22	−3	30	2000	167	0	0	Forêt dense humide sempervirente de montagne.
Humide chaud	25 - 26	11,3	35,2	11,3		1400 - 2300	< 150	0	3 - 6	Forêt dense humide sempervirente.
Humide tempéré	19,5	14	25	0,2	35	1000 - 2000	100 - 150	(0)	2 - 3	Forêt dense humide sempervirente à sous-bois herbacé.
Humide frais	17 - 18,5	> 7	27	− 1	30	1200 - 2200	150 - 180	+	4 - 5	indéterminé (ex. : forêt des Tampoketsa)
Humide froid	14 - 17	3 - 7	26	6,3	31	1200 - 1900	110 - 180	0	4 - 5	indéterminé (ex. : forêt de l'Ankaratra et des environs d'Ambositra)
Subhumide chaud	24 - 27	14	31 - 36	0	41	1100 - 1600		+	6 - 7	Forêt dense tropophile.
Subhumide tempéré ou frais	18 - 21	7 - 14	28 - 32	1	36	950 - 1600	90 - 120	+	4 - 5	Forêt basse sclérophylle.
Semi-aride chaud	23 - 26	7	40	3,3	44	500 - 1000		+	7	Forêt sèche, buissons à xérophytes.
Sub-aride chaud	24	6,1	34,6	2,3	42,6	350 - 450		+	9	Fourré xérophile.

Source : MNHN, Paris

quartzitiques (Itremo, Ibity), volcaniques (Ankaratra) ou mixtes (Tsaratanana, Marojezy).

Les isothermes sont le plus souvent comprises entre 20 et 14° tandis que les isohyètes permettent d'opposer une bande à forte pluviométrie (1 600 à 2 000 mm) s'étendant du Tsaratanana à l'Ouest de Tananarive, due à la mousson d'été, aux autres régions d'altitude, qui reçoivent, malgré tout, de 800 à 1 200 mm d'eau.

Les saisons sont nettement marquées avec 4 à 6 mois déficitaires en eau, localement 7 dans la région de Mandritsara. Les pluies sont limitées aux mois de novembre à avril, mais la saison sèche est atténuée par des averses et des bruines en juillet-août. L'amplitude thermique diurne s'accroît, variant de 7,6 à 16,5°.

Les deux bioclimats caractéristiques sont l'Humide frais et le Subhumide tempéré à frais, passant à l'Humide, voire au Perhumide froids sur les sommets de l'Ankaratra, du Marojezy et du Tsaratanana, et à l'Humide tempéré dans le secteur des falaises.

Les eaux sont neutres ou acides (Kiener, 1963).

1.4. — **Pentes occidentales.** Les températures moyennes annuelles sont élevées, supérieures à 25°, sauf entre Tuléar et Belo-sur-Mer où elles sont comprises entre 24 et 25° Les pôles thermiques malgaches sont centrés sur le Boina et le Bemaraha avec des moyennes des maximums égales à 34°.

Les pluies, dues à la mousson estivale entre décembre et avril, s'atténuent du Nord (1 800 mm) au Sud (500 à 800 mm), accusant la durée et la rigueur de la saison sèche hivernale.

Le nombre de mois secs, selon Prescott, passe de 6-7 dans le Nord-Ouest à 8-9 et même 10 dans le Sud-Ouest. L'humidité relative moyenne annuelle y atteint ses seuils les plus bas, 55 %, dans les arrière-pays de Majunga, de Morondava et de Tuléar.

Les bioclimats correspondants à la plupart de nos stations sont le Subhumide chaud dans le Nord-Ouest et le Semi-aride chaud dans le Sud-Ouest.

L'amplitude des variations thermiques quotidiennes augmente : de 3,5 à 9,6° pour le premier, elle passe à 3,5-13,6° en saison chaude et 4,5-22,5° en saison fraîche pour le second.

Les reliefs, faibles, de calcaires jurassiques karstiques (Ankarana, Kelifely, Ankara), cristallins (Bongolava) ou gréseux (Makay, Isalo) dominent les vastes plaines sédimentaires du Boina, de l'Ambongo, du Menabe, d'altitude inférieure à 300 m.

Le réseau hydrographique est organisé en vastes bassins versants, drainés par quelques fleuves puissants (Betsiboka, Tsiribihina, Mangoky, Onilahy), mais à étiage

TABLEAU 19 — Principaux paramètres des bioclimats représentés à Madagascar

Légende :
1. Températures moyennes annuelles (en °C).
2. Températures moyennes minimales du mois le plus froid.
3. Températures moyennes maximales du mois le plus chaud
4. Minimums absolus
5. Maximums absolus
6. Pluviométries moyennes annuelles (en mm).
7. Nombre approximatif de jours de pluies par an.
8. Existence du mois sans pluie : (0) — exceptionnel.
9. Durée de la saison sèche (en mois).
10. Climax (d'après Koechlin *et al.*, 1974 ; modifié).

Source : MNHN, Paris

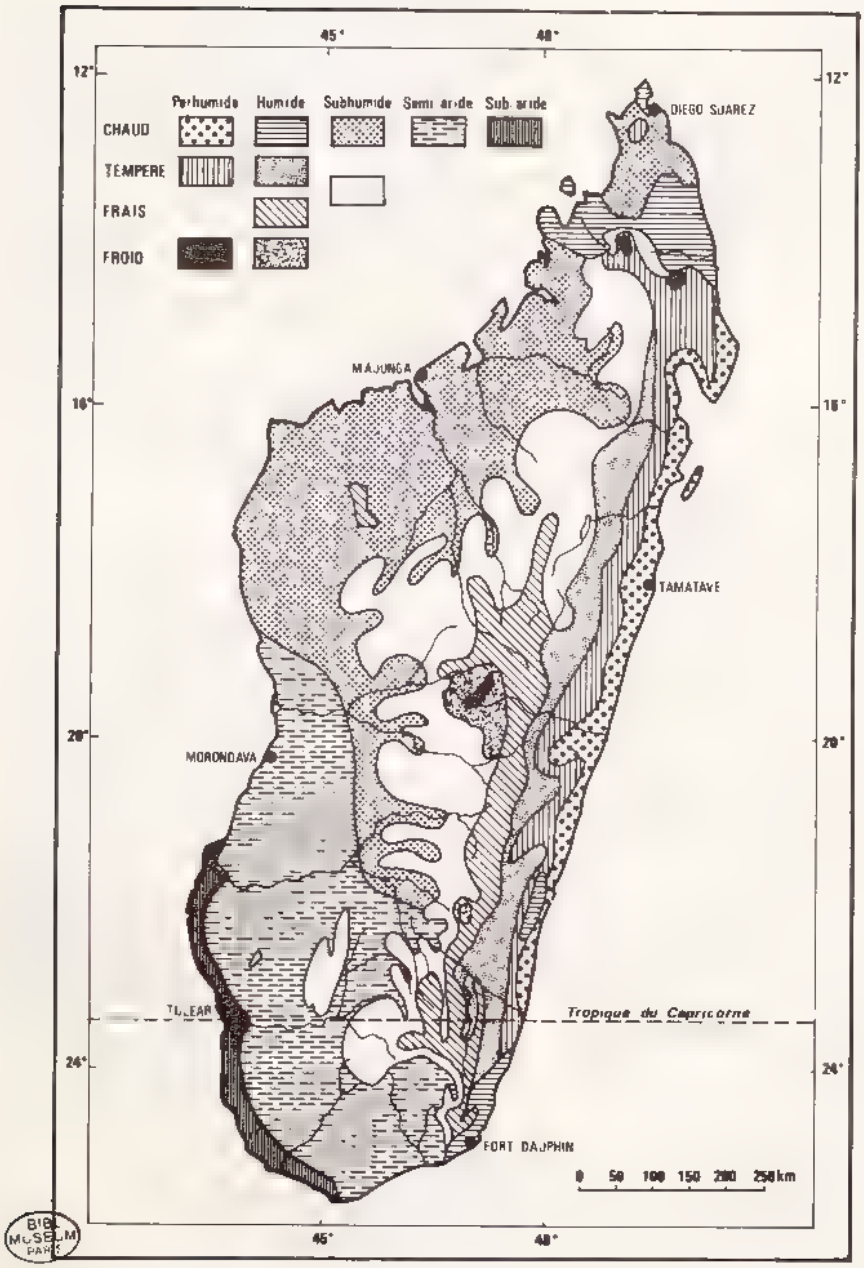


Fig. 160 : Carte bioclimatique de Madagascar, d'après Koechlin *et al.* (1974).

Source : MNHN, Paris

de plus en plus marqué vers le Sud et sujets à des crues cyclonales violentes qui dévastent les milieux riverains. Le pH des eaux est compris entre 6,8 et 7,5 (Kiener, 1963).

1.5. — **Régions méridionales.** Elles regroupent le plateau Mahafaly de calcaire nummulithique, la pénéplaine Androy cristallophyllienne et volcanique, limitée par le Rebord Manambien, ainsi qu'une frange de dunes côtières ayant jusqu'à une trentaine de km de profondeur. Les reliefs ne dépassent pas 150 à 500 m.

Les températures moyennes restent élevées, de 23 à 25°. La pluviométrie annuelle, presque partout inférieure à 600 mm, s'abaisse à moins de 300 mm sur le plateau Mahafaly, avec une irrégularité interannuelle marquée allant même jusqu'à des inversions de saisons (Tètefort & Wintrebert, 1966).

Cette continentalité est due à l'effet de foehn de l'alizé descendant des Hautes Terres Centrales et à une situation au Sud du Tropique du Capricorne qui éloigne toute cette région du domaine des pluies de mousson.

Le nombre de mois secs atteint 11 à 12.

L'humidité relative moyenne annuelle dépasse 70 % dans toute la frange côtière et atteint 80 % dans la région du Cap Sainte-Marie.

Le bioclimat le plus largement représenté est le Semi-aride chaud, passant sur la Côte sud-occidentale au Sub-aride chaud.

Le réseau hydrographique est le fait d'un petit nombre de fleuves assez courts (Linta, Menarandra, Mandrare), à régime hydrologique irrégulier, avec souvent un assèchement subtotal entre mai et octobre, entrecoupé de crues violentes, notamment en juillet-août. Les eaux sont basiques : pH de 7,2 à 7,5 (Kiener, 1963).

1.6. — **Extrême-Nord.** L'originalité de l'extrémité Nord de Madagascar est due à des températures élevées, de 25 à 27°, à une pluviométrie moyenne annuelle inférieure à 1 000 mm, à l'existence de 7 mois secs, et même 9 à 10 dans le Cap d'Ambre, correspondant à un déficit d'eau d'environ 900 mm. Elle est liée à l'orientation de l'alizé qui souffle du Sud-Sud-Est, donc parallèlement à la côte et aux lignes de reliefs et à sa situation par 12° de latitude Sud, trop proche de l'équateur pour que les pluies de mousson soient importantes. L'humidité moyenne annuelle est cependant élevée : 70 à 80 %.

1.7. — **Régions sommitales.** Les hauts sommets n'atteignent pas 3 000 m : Tsaratanana, 2 876 m ; Marojezy, 2 137 m ; Ankaratra, 2 643 m ; Ibity, 2 240 m ; Itremo, 1 923 m ; Andringitra, 2 658 m ; Andohahela, 1 956 m , Chaînes Anosyennes, 1964 m.

L'absence de relevés météorologiques ne permet que des extrapolations à partir des stations voisines, d'altitudes bien inférieures, complétées par quelques observations fragmentaires. Il est manifeste que chaque massif possède un climat particulier, directement dérivé, par effets de l'altitude, de celui des Hautes Terres avoisinantes. Les températures minimales enregistrées sont 6° à 4 h, le 23 septembre 1948, à 1 960 m, dans le Tsaratanana et 16°, vers 2 600 m, sur l'Andringitra, à 2 h du matin, le 1er juillet 1956 (Saboureau, 1962). Sur ce massif, des chutes de neige ont été observées 4 fois en 30 ans, avec une couche de 40 cm, vers 2 550 m, le 8 août 1961, persistant plusieurs jours localement. Les amplitudes mensuelles maximales y ont varié, de 1958 à 1961, entre 8° et 39° à 2 550 m. Au Tsaratanana, même en janvier, mois le plus chaud, les maximums peuvent être inférieurs à 5 à 7° par jour pluvieux

La pluviométrie est élevée, parfois supérieure à 3 000 mm, avec une saison

Source : MNHN, Paris

pluvieuse, de décembre à mai, apportant des précipitations quotidiennes en fin d'après-midi et le soir et avec, de mai à octobre, des brouillards et des crachins fréquents.

Tous ces massifs sont inclus dans le bioclimat Perhumide froid, sauf l'Andringitra, un peu plus sec, qui est à rattacher au type Humide froid, sinon même très froid.

De nombreuses mesures, à diverses altitudes, nous ont donné des pH compris entre 5,4 et 5,8.

2. — Variations climatiques au cours du Quaternaire.

L'étude pédologique de Bourgeat (1972) rassemble des arguments convaincants sur la réalité de variations climatiques au cours du Quaternaire. Les principaux sont relatifs à l'étagement des terrasses alluviales, à l'existence de plusieurs cycles d'érosion marqués, notamment, par des successions de lavakas, à la structure de certains paléosols, à la présence sous forêt ombrophile orientale de sols formés sous un couvert clairsemé et même, sur les Hautes Terres, de sols ferrallitiques non forestiers.

En tenant compte du décalage chronologique entre les variations pluviométriques, d'une part, et les modifications consécutives, beaucoup plus progressives, de la végétation, d'autre part, ainsi que des débuts des cycles d'érosion, à l'origine d'une sédimentation active, qui suivent les périodes sèches, cet auteur propose un découpage du Quaternaire en 6 épisodes :

— Actuel : displuvial
— Postsambainien : pluvial
— Sambainien : displuvial
— Ambovombien : pluvial
— Moramangien : displuvial
— Prémoramangien : pluvial.

Le Sambainien est daté : il a duré de − 35 000 à − 10 000 ans.

Bourgeat avance l'hypothèse qu'au cours du Moramangien la forêt aurait pu, sauf dans les bas-fonds et les bas de pente plus humides, pratiquement disparaître de Madagascar, laissant place à une végétation steppique. Cette situation est attestée par l'existence des terrasses fluviales supérieures, des vieux systèmes dunaires du Sud, de sols ferrallitiques rouges et de stone-lines.

La forêt, reconstituée durant l'Ambovombien, aurait pu, à nouveau, se fragmenter pendant le displuvial suivant, morcellement attesté par des différences dans la composition floristique des divers îlots de la forêt sclérophylle de moyenne altitude et dans les distributions de quelques groupes d'Insectes. Enfin, le displuvial actuel, auquel on attribue la raréfaction, voire la disparition des Aepyornis et de l'Hippopotame de Lemerle, aurait induit un déséquilibre entre la végétation et les facteurs physiques du milieu, aggravé par un contexte édaphique défavorable : sols très profonds et appauvris par plusieurs cycles de pédogenèse (Koechlin *et al.*, 1974). Une telle fragilité de la forêt permet d'expliquer la modification profonde et brutale, vers une extension des savanes et des steppes, de beaucoup de paysages malgaches depuis l'arrivée récente de l'Homme (voir chapitre 5).

Ces considérations tendent à confirmer l'opinion de Perrier de la Bâthie (1921) pour qui la flore malgache était jadis entièrement sylvestre avec, bien évidemment, de grandes différences dans la physionomie des forêts : des formations denses ombrophiles dans les plaines, les vallées et localement sur les Hautes Terres, alternant avec

Source : MNHN, Paris

des arbres tortueux, de hautes broussailles et des îlots de plantes xérophiles, les plantes herbacées étant toutes sylvicoles.

L'existence d'anciens taxa d'Amphibiens adaptés à l'arboricolie atteste la survie, à l'issue des displuviaux les plus sévères, de reliquats forestiers suffisamment vastes, denses et humides.

IV. ESSAI DE SYNTHÈSE ZOOGÉOGRAPHIQUE

Aucune donnée paléontologique n'étant disponible pour la compréhension du peuplement actuel (Rage, comm. pers.), tous nos arguments sont d'ordre néontologique.

Certes, c'est à Madagascar que fut découvert, par Adrien Massinot, dans le Nord du pays près du village de Betsieka, dans un nodule des couches à Poissons datées de la base du Trias (étage Scythien), le célèbre *Protobatrachus massinoti*, décrit en 1937 par Piveteau. Kuhn (1962) a remplacé le terme générique, préoccupé, par celui de *Triadobatrachus*. Interprété maintenant comme un têtard proche de la métamorphose, ce Protobatrachidae a perdu son statut prestigieux d'ancêtre des Amphibiens Anoures ; il est considéré comme le représentant d'un stock ancestral Proanoure (Estes & Reig, 1973).

La chronologie de la mise en place du peuplement en Amphibiens permet d'opposer deux composantes fondamentales :

— un ensemble important (93,9 % de la faune) de 124 espèces dérivées, par radiation, d'un stock ancien qui a peuplé Madagascar dans les étapes initiales de la dislocation du Gondwana oriental, à l'origine de la séparation de l'Afrique et de l'Inde ;

— un minimum de deux invasions réussies, en provenance d'Afrique, à l'origine des représentants des Hyperoliidae (1 genre endémique avec 7 espèces) et d'une espèce non endémique de Ranidae du g. *Ptychadena*). Cette fraction ne représente que 6 % du peuplement.

— enfin, pour mémoire, rappelons l'introduction volontaire récente d'une espèce : *Rana tigerina*.

1. — Stock ancien.

Les représentants actuels de trois familles : Microhylidae, Mantellidae et Rhacophoridae en sont issus. Nous avons discuté (chapitre 2), à propos des Rhacophoridae surtout, mais aussi des Mantellidae, les notions d'affinité et d'origine du peuplement, ce qui nous a conduit à réfuter l'affirmation, maintes fois répétée, de l'origine asiatique d'une fraction de la faune des Amphibiens malgaches.

Nous avons vu aussi, chapitre 2, que le genre *Tomopterna* seul genre (avec *Rana*) de Raninae commun à l'Afrique, à Madagascar et à l'Asie où il compte respectivement 2, 1 et 6 espèces endémiques, pouvait aussi être considéré comme un élément du stock initial de peuplement.

1.1. — **Microhylidae.** Nous attribuons aux trois sous-familles, dont deux endémiques, représentées à Madagascar, les adaptations fondamentales suivantes : adulte fouisseur ; têtard à développement semi-direct.

L'aptitude à l'arboricolie, esquissée chez les Scaphiophryninae, s'est développée chez les Cophylinae, mais sans acquisition d'un cartilage intercalaire entre les deux phalanges distales, comme on l'observe chez les Mantellidae, les Rhacophoridae, les Hyperoliidae et les Phrynomerinae.

Source : MNHN, Paris

1.1.1. — *Scaphiophryninae*. Le g. *Scaphiophryne* fournit une bonne illustration d'une nappe ancienne de peuplement. Sa spéciation actuelle est modérée : 5 espèces. Sa distribution traduit l'occupation d'habitats-refuges.

(*a*) Deux espèces occupent des régions caractérisées par une longue période sèche :

- *Scaphiophryne calcarata* dans l'Ouest, à bioclimats subhumide et semi-aride.
- *S. brevis* dans le Sud, à bioclimats semi-aride et sub-aride, où les pluies sont les plus rares et les plus irrégulières de toute l'Ile. L'absence fréquente de doigts et d'orteils, y compris sur le type, pourrait être en relation avec leur usure ou leur nécrose consécutive au fouissement dans des sables trop peu humides.

En relation avec la résistance à la sécheresse, ces deux espèces ont acquis un aspect particulièrement massif, avec des pattes très courtes, traduisant une convergence morphologique avec *Tomopterna labrosa*, seul Ranidae terrestre présent dans les mêmes régions En outre, *Scaphiophryne calcarata* et *S. brevis* ont acquis un développement larvaire particulièrement bref (environ 3 semaines), en milieu aquatique, avec un têtard libre qui consomme ses frères morts. L'occupation des dépressions à mares temporaires est ainsi rendue possible, même sur le plateau calcaire Mahafaly, pôle de l'aridité à Madagascar.

Ces deux espèces sont partiellement sympatriques dans la région du Menabe. Leurs aires de distribution relatives se superposent remarquablement à celles de plusieurs groupes de Reptiles dont, parmi les mieux connus, les Oplures arboricoles : *Oplurus cuvieri* et *O. cyclurus*.

Non inféodés à des forêts denses, *Scaphiophryne calcarata* et, surtout, *S. brevis* s'accommodent des milieux anthropisés, protégés par leur coloration cryptique, leurs mouvements lents et leur activité plutôt crépusculaire et nocturne.

(*b*) Deux espèces occupent des régions montagnardes caractérisées par des températures hivernales basses, temporairement négatives Elles sont allopatriques : *Scaphiophryne pustulosa* sur l'Ankaratra et *S. madagascariensis* dans l'Andringitra et l'Est-Betsileo.

(*c*) La cinquième espèce est orientale, de moyenne altitude, avec une large distribution horizontale au Sud de la Baie d'Antongil. Bien que fouisseuse active, avec des tubercules tarsiens comme les précédentes, *S. marmorata*, par son comportement, exprime une tendance à l'arboricolie en escaladant des broussailles basses : elle a acquis des disques sur les doigts mais non sur les orteils. Son adaptation éthologique paraît ainsi compenser sa moindre adaptation à des habitats extrêmes. Sa coloration est particulièrement cryptique sur la litière et les feuilles sèches des broussailles. Son têtard est inconnu.

Paradoxophyla est un genre dérivé par adaptation à la vie aquatique, pourvu d'une palmure bien développée, répandu, entre la côte et la falaise inférieure, dans la moitié Sud de l'Ile. Une seule espèce est connue, de découverte récente. Son têtard est libre.

1 1.2. — *Dyscophinae*. C'est avec celle des Scaphiophryninae, l'une des deux sous-familles de Microhylidae distribuées dans les trois domaines climatiques de l'Ile mais, dans ce cas, les espèces de l'unique genre *Dyscophus* sont toutes trois représentées dans l'Est.

— Deux sont côtières et orientales ; la connaissance insuffisante de leurs distributions ou les modifications importantes des milieux dans toute cette région ne

Source : MNHN, Paris

permettent pas, ou ne permettent plus, de caractériser leurs relations : parapatrie ou sympatrie ?

— La troisième, *Dyscophus insularis*, espèce d'altitude (1 300 m) en milieu forestier, perhumide tempéré, récoltée dans le Massif du Marojezy, a débordé largement dans l'Ouest et dans le Sud. *D. insularis* illustre, en l'absence de connaissances, même sommaires, sur les relations phylogénétiques de ses diverses populations, un parallélisme dans l'adaptation à des climats marqués par une nette saisonnalité thermique ou hydrique. Bien qu'archaïque au plan morphologique, le g. *Dyscophus* aurait, comme les Scaphiophryninae malgaches, les Microhylidae sud-américains, les Microhylinae asiatiques et les Phrynomerinae africains, développé secondairement une reproduction aquatique, avec un têtard libre.

Le têtard et l'adulte de *D. insularis* ont des tailles bien inférieures à celles des deux espèces orientales *D guineti* et *D. antongili*, réduction qui peut être interprétée comme une adaptation à la brièveté de la saison favorable, notamment de la période des pluies, dans l'Ouest et le Sud. Son tubercule métatarsien plus grand, plus saillant et plus aigu favorise le creusement du terrier dans des sols plus secs, donc plus cohérents.

I.1.3. — *Cophylinae.* Plus évoluée morphologiquement que les deux précédentes, cette sous-famille a, par contre, conservé une ponte d'un petit nombre de gros œufs. Les Asterophryninae asiatiques, proches par leur squelette primitif des Dyscophinae, ont également une ponte terrestre, de taille réduite, à œufs volumineux considérée, ici, de ce fait, comme un caractère plésiomorphe.

Il est intéressant de noter que, tout comme les Cophylinae, les Asterophryninae ainsi que les Brevicipitinae africains ont développé un comportement original, en assurant à leur ponte des soins parentaux Ce comportement, ainsi que le développement semi-direct ou direct de leurs œufs, sont des caractères synapomorphes. Les Hoplophryninae avec une ponte réduite d'œufs de grande taille, un têtard aquatique mais un développement embryonnaire tardif constituent un stade transitoire de cette évolution.

Les représentants actuels de la sous-famille endémique des Cophylinae se regroupent en deux nappes successives de peuplement, correspondant sensiblement à deux phylums d'âges différents.

I.1.3.1. — Phylum ancien. Le phylum ancien regroupe trois genres : *Anodonthyla, Madecassophryne* et *Stumpffia* avec seulement : 3, 1 et 3 espèces.

Ces 7 espèces actuellement connues sont toutes orientales, avec une seule localité occidentale pour *Stumpffia psologlossa* : l'Ankarafantsika. Nous avons souligné, ci-dessus (§ 4.II.1.1.), l'existence dans cette station de formations forestières localement denses, hautes, pour partie sempervirentes, susceptibles d'atténuer, par certains aspects, la rigueur de la saison sèche.

Toutes de taille petite ou à peine moyenne, elles associent une mosaïque de caractères morphologiques plésiomorphes et apomorphes. Leurs distributions chorologique, altitudinale et bioclimatique sont remarquables :

— *Anodonthyla boulengeri* a la plus large distribution horizontale dans tout le domaine oriental, entre la plaine côtière et les falaises.

— Dans le quart Sud-Est approximativement, en montagne, sont cantonnées les deux autres espèces d'*Anodonthyla*, allopatriques, l'une sur l'Andringitra, rupicole, l'autre sur les Chaînes Anosyennes, en sympatrie géographique avec *Madecassophryne truebae*.

Source : MNHN, Paris

— Dans la moitié Nord de l'Ile, à des altitudes variées, le g. *Stumpffia* regroupe ses trois espèces, terrestres et toutes de petite taille. Leurs distributions, tant horizontales qu'altitudinales, demeurent si incertaines qu'il est illusoire de formuler des hypothèses. Signalons, cependant, la grande extension de *Stumpffia psologlossa* qui déborde dans l'Ouest.

La position relative de ces trois genres, surtout d'*Anodonthyla* et de *Stumpffia*, n'est pas claire. Nous ne pouvons que souligner l'intérêt d'investigations complémentaires sur ce phylum, de même que sur les relations intragénériques entre *Anodonthyla boulengeri* et *Stumpffia psologlossa* et les deux autres espèces de chacun de ces genres.

1.1.3.2. — Phylum récent. A partir de la base du phylum précédent, il est plausible que se soit détaché le g. *Plethodontohyla* dont dérivent les 3 genres *Platypelis*, *Cophyla* et *Rhombophryne*, représentés par 12 et 8 espèces, les deux derniers étant monotypiques.

Ce phylum, avec 22 espèces, soit 76 % des Cophylinae, est exclusivement oriental. Rappelons que nous avons émis des réserves sur la validité du genre *Platypelis*. Avec 20 espèces, le complexe *Plethodontohyla-Platypelis* constitue, au plan quantitatif, la troisième cladogenèse après les genres *Mantidactylus* (Mantellidae) : 48 espèces et *Boophis* (Rhacophoridae) : 27 espèces.

Ensemble, les deux genres *Plethodontohyla* et *Platypelis* comptent 7 espèces côtières (soit le quart et la moitié de leurs effectifs) sans qu'aucune n'y soit inféodée, et 12 espèces montagnardes parmi lesquelles 7 ont une répartition restreinte à un seul massif et une au système Marojezy-Tsaratanana. Deux espèces seulement ont une large répartition horizontale (1 du g. *Plethodontohyla* et 1 du g. *Platypelis*).

Dans le genre *Plethodontohyla* s'expriment les tendances adaptatives qui atteindront, dans les trois genres dérivés, leur épanouissement :

(*a*) Quelques espèces, *P. tuberata*, *P. alluaudi*, *P. ocellata*, sont des fouisseurs essentiellement passifs. Elles se réfugient sous des troncs d'arbres, des mottes de terre, etc., où elles aménagent leurs logettes par des mouvements de rotation. Ces retraites leur permettent de résister aux basses températures sur les montagnes où la pluviométrie est élevée. Par contre, leur développement semi-direct, superficiel, donc dans un milieu susceptible de se dessécher rapidement, représente un handicap pour la conquête de l'Ouest et a fortiori du Sud.

(*b*) D'autres espèces, comme *P. notosticta*, sont arboricoles.

Parmi les trois genres dérivés, deux ont perfectionné leur adaptation arboricole : *Platypelis* et *Cophyla*.

• *Cophyla* : Monospécifique, ce genre n'a été récolté que dans le Nord de l'Ile : Nosy Be et la Montagne d'Ambre.

• *Platypelis* : Sur 8 espèces, deux sont montagnardes, connues uniquement du Tsaratanana, une du domaine du Sambirano et les cinq autres orientales, dont deux à large extension verticale, deux limitées aux falaises et une répandue entre la Côte et la première falaise.

Il est à noter que les deux espèces du Tsaratanana et, surtout, les deux espèces à large extension verticale diffèrent nettement l'une de l'autre par leur taille corporelle.

Enfin, le troisième genre, *Rhombophryne*, monospécifique, est fouisseur actif étant pourvu de tubercules sur le carpe et le métatarsien interne ; il a acquis des barbillons sensoriels. Mal connu, car difficile à découvrir, il n'a été observé que dans la moitié Nord de l'Ile.

Source : MNHN, Paris

Conclusion. — Dans la famille des Microhylidae, le comportement fouisseur, peut-être passif à l'origine, de l'adulte, a évolué vers les comportements suivants :

— fouisseur actif, avec développement de structures de forage des sols meubles ;

— aquatique, avec développement d'une palmure ;

— terrestre, avec, pour certains, une tendance à grimper sur la végétation ou à escalader les rochers ;

— arboricole, avec acquisition de larges ventouses aux extrémités, mais pas d'un cartilage acropodial intercalaire.

Dans tous les cas, les Microhylidae sont très faciles à distinguer des Mantellidae et des Rhacophoridae car ils sont plus robustes et plus massifs.

L'acquisition d'une ponte aquatique, faite d'un grand nombre d'œufs de petite taille, en augmentant, d'une part, la rapidité du développement embryonnaire, avec un stade têtard libre qui se nourrit, en partie par adelphophagie, et, d'autre part, la tolérance pour des eaux stagnantes mal aérées, a permis aux deux sous-familles les plus primitives dans leur morphologie de coloniser des milieux défavorables par leur saison sèche longue, rigoureuse et imprévisible dans le Sud. Les œufs de grande taille ne trouvent que dans les eaux courantes ou en émersion partielle ou totale (phytotelmes, forêts ombrophiles) les conditions d'oxygénation indispensables.

Les Microhylidae offrent un remarquable exemple de la réduction progressive d'adaptation à la saisonnalité pluviométrique quand on passe des phylums anciens aux plus récents :

- Scaphiophryninae : dans le g. *Scaphiophryne*, sur 5 espèces : 1 espèce dans l'Ouest et 1 dans le Sud ;
- Dyscophinae : dans le g. *Dyscophus*, 1 espèce présente en altitude dans l'Est, s'étendant dans l'Ouest et le Sud, sur 3 espèces.
- Cophylinae Phylum ancien (7 espèces) : 1 espèce du g. *Stumpffia* orientale connue d'une station du proche Ouest. Phylum récent (22 espèces) : aucune espèce hors du domaine oriental.

1.2. — **Mantellidae.** Dérivée d'une souche africaine ranoïde, ses représentants malgaches actuels sont inégalement répartis en trois genres : un genre relicte par la structure de son squelette et sa répartition : *Laurentomantis*, avec 3 espèces ; un genre en plein épanouissement, le plus diversifié, avec 48 espèces : *Mantidactylus* et un genre dérivé, spécialisé : *Mantella*, avec 5 espèces.

1.2.1. — Genre *Laurentomantis*. Les trois espèces de ce genre exclusivement oriental, exclusivement côtières et allopatriques pour deux d'entre elles, côtière et de basse altitude pour la dernière, sont de petite taille, terrestres ou arboricoles (sur les troncs). Ternes, avec un épiderme particulièrement rugueux, qu'exprimait si bien leur ancienne dénomination (*Trachymantis*), leur biologie demeure mal connue, soit à cause d'une excessive discrétion, soit à cause d'une réelle raréfaction de leurs populations résiduelles

1.2.2. — Genre *Mantidactylus*. Les *Mantidactylus* paraissent devoir être considérés comme des Amphibiens foncièrement sauteurs-grimpeurs selon la terminologie proposée dans cet ouvrage, correspondant sensiblement au terme "scansorial" de Tyler (1963). Leur aptitude au grimper est corrélative de l'acquisition d'un cartilage intercalaire dans l'autopode dont, suivant notre conception, les Rhacophoridae hériteront. Cette adaptation est parfois perfectionnée par une phalange terminale bifurquée en Y

Source : MNHN, Paris

qui augmente la surface d'adhésion de la ventouse et par des phalanges coudées qui facilitent son accolement au support.

L'occupation de l'habitat fondamental est encore le fait des groupes *granulatus* (*M. asper*), *redimitus* (*M. boulengeri*) et *argenteus* (*M. wittei*).

L'évolution éco-éthologique dans ce genre paraît s'être opérée dans les quatre directions suivantes : vers l'arboricolie, dans les groupes *pulcher*, *aglavei* et *depressiceps* dont l'habitus est très proche mais avec des nuances, de celui des Rhacophoridae, les *Mantidactylus* arboricoles étant plutôt des formes de troncs et de phytotelmes ; vers la rupicolie · dans le groupe *lugubris* ; vers l'acquisition des mœurs terrestres : dans le groupe *albofrenatus* et vers la vie aquatique : dans les groupes *ulcerosus* et *guttulatus*.

En définitive, les 10 groupes d'espèces que nous avons reconnus au plan systématique à l'intérieur de ce vaste genre peuvent être associés, dans cette perspective zoogéographique en deux ensembles évolutifs, déterminés d'après des caractéristiques morphologiques et biologiques notamment.

1.2.2.1. — Groupes *guttulatus* à *lugubris*.

(*a*) *M.* gr. *guttulatus*. Il réunit trois espèces de grande taille (les plus grandes du genre), caractérisées par leur corps massif, un très petit tympan, et des mœurs aquatiques. *M. microtympanum*, pourvu de disques, n'est pas arboricole mais grimpeur sur les rochers, dans les rivières torrentielles Cette espèce est allopatrique avec *M. guttulatus* mais *M. guttulatus* et *M. grandidieri* s'observent en sympatrie vraie, sans que des différences dans leurs niches écologiques aient été mises en évidence.

(*b*) Dans les autres groupes d'espèces (groupes *lugubris*, *albofrenatus* et *ulcerosus*), la femelle a un tympan beaucoup plus petit que celui du mâle et des glandes fémorales rudimentaires Les têtards vivent en eaux courantes, sauf dans le groupe *ulcerosus* où ils s'observent soit en eaux courantes, soit en eaux stagnantes.

(*b-1*) *M.* gr. *lugubris*. Ces Mantidactyles, de taille modérée, sont surtout rupicoles, *M. majori* ayant la palmure la plus développée. Leurs têtards, avec une denture réduite, vivent dans les eaux courantes, sur le fond. Ces espèces ont de vastes distributions, à l'exception de *M. mocquardi* dont l'aire connue recouvre le quart Centre-Sud, de Rogez à Ivohibe. *M. lugubris* et *M. femoralis* s'observent souvent en sympatrie ; ils diffèrent par leurs dimensions corporelles.

(*b-2*) *M.* gr. *albofrenatus*. Ses trois espèces, de taille moyenne ou modérée, ont des têtards à palpes labiaux. Les aires de répartition horizontale de ces espèces se recouvrent largement. Mais, dans l'ensemble, elles se relaient des basses altitudes vers les sommets montagneux.

— Les adultes de *M. opiparis* et de *M. albofrenatus* vivent hors de l'eau. La seconde a une taille plus petite et des pattes plus courtes ; elles n'ont cependant jamais encore été observées en stricte sympatrie.

— *M. opiparis* et *M. aerumnalis*, de même taille, se rencontrent dans les mêmes stations bien que la première soit plutôt restreinte à la transition moyenne-haute altitude, tandis que la seconde est surtout montagnarde. En outre, les adultes de *M. opiparis* vivent hors de l'eau, tandis que ceux de *M. aerumnalis* sont aquatiques.

(*b-3*) *M.* gr. *ulcerosus*. Le plus diversifié de ce premier ensemble, avec 7 espèces, est un groupe dérivé, orienté vers l'adaptation à la vie aquatique ; il ne renferme pas de formes grimpeuses. Les têtards vivent en eaux courantes ou stagnantes mais ils ont conservé, dans ce dernier cas, une musculature caudale bien développée, rappelant les formes d'eaux vives. Comme dans le groupe précédent, on observe un relai altitudinal approximatif des espèces avec de fréquentes sympatries.

Source : MNHN, Paris

— *M. ulcerosus* est la plus côtière et très apparentée à *M. betsileanus* : ces deux espèces, à large dispersion, se reproduisent dans les mêmes biotopes ; leurs tailles et leurs têtards sont proches. Elles se distinguent, toutefois, morphologiquement par la longueur des membres postérieurs, par leurs caryotypes et par leurs sonagrammes.

— *M. betsileanus* est elle-même largement sympatrique avec *M. biporus*, y compris dans l'Ouest. On les observe souvent ensemble, soit en forêts très clairsemées, dans des rigoles ou de petits thalwegs peu profonds, soit sur les lisières des forêts denses, jusque dans l'herbe, mais non dans les rizières. *M. biporus* est plus petit que *M. betsileanus*.

— *M. alutus* et *M. ambohimitombi* sont des espèces des Hautes Terres Centrales. Elles diffèrent fortement par leur taille et par leur habitat : *M. alutus* est une espèce de milieux ouverts, marécages, clairières, etc., jamais observée en forêt.

— *M. curtus* a une immense distribution dans les régions accidentées de haute altitude et de montagne où elle vit dans les petits ruisselets plus ou moins temporaires.

— *M. madecassus*, enfin, est une forme montagnarde, des régions sommitales de l'Ankaratra et de l'Andringitra. Son têtard n'est pas connu.

1.2.2.2. — Groupes *depressiceps* à *granulatus*.

Dans ce second ensemble, les groupes *redimitus* et *granulatus* présentent des affinités plus étroites.

(*a*) Groupes *redimitus* et *granulatus*. Ils possèdent en commun des sacs vocaux externes latéraux en général noirs, un développement probablement direct ; ce sont des Amphibiens terrestres, forestiers et de litière, vivant assez loin de l'eau, dans des milieux peu ensoleillés et leur répartition est surtout orientale. Ils diffèrent par la morphologie de leur ceinture scapulaire et par leurs métatarsiens externes, unis ou séparés.

(*a-1*) *M* gr. *granulatus*. Les 5 espèces de ce groupe sont toutes de taille moyenne, morphologiquement proches, avec de vastes aires de distributions horizontales et verticales. Leurs mœurs sont trop mal connues pour discerner des différences réelles d'habitat car il est fréquent d'observer 2 ou 3 espèces dans les mêmes localités.

(*a-2*) *M.* gr. *redimitus*. Riche de 7 espèces, l'éventail des tailles est beaucoup plus marqué que dans le groupe *granulatus*. Cependant les sympatries géographiques associent souvent des espèces de même taille. Signalons, simplement, que *M. eiselti* vit loin de l'eau.

(*b*) *M. aglavei*. Isolée dans un groupe particulier, *M. aglavei* est une espèce dérivée par les caractéristiques morphologiques de son têtard et son caryotype. Typiquement arboricole, exclusivement forestière et orientale, remarquablement cryptique sur les troncs, sa répartition est limitée aux falaises et Hauts Plateaux du Centre Nord.

(*c*) *M.* gr. *pulcher*. Cinq espèces sont de petites tailles, seule celle de *M. flavobrunneus* est légèrement supérieure. Très arboricoles, elles vivent sur des *Pandanus*, des *Typhonodorum* et des Bananiers, mais non sur les Ravenales qui hébergent des espèces plus grandes.

— *M. liber* a une très vaste distribution horizontale et altitudinale. C'est souvent l'espèce la plus abondante, sauf sur la côte Est où *M. bicalcaratus* est plus fréquente. Rappelons que seul l'adulte est arboricole mais qu'il ne se reproduit pas dans les phytotelmes ce qui restreint la compétition pour ce biotope. A ce titre au moins, *M. liber* pourrait être considéré comme l'espèce la plus primitive du groupe. Dans une même localité, il n'est pas rare de rencontrer 3 ou 4 (voire 5 au Marojezy) espèces de ce groupe. Nous avons récolté les 6 espèces sur le même transect Sambava-Marojezy.

Source : MNHN, Paris

— *M. pulcher* et *M. flavobrunneus* vivent parfois sur le même pied de *Pandanus*. Elles diffèrent, cependant, par leur taille, par leur chant et leur comportement : *M. flavobrunneus* adulte passe plus de temps dans l'eau des phytotelmes que les autres espèces.

(*d*) *M.* gr. *argenteus*. Dans ce groupe, 5 espèces ont de très petites tailles et deux, *M. argenteus* et *M. guibei*, une taille moyenne. Elles ont en commun des pontes aériennes, déposées à 30 ou 40 cm de hauteur. Il est exceptionnel, dans ce groupe, de rencontrer plus de deux espèces dans les mêmes localités.

M. wittei, *M. blommersae* et *M. domerguei* sont respectivement des formes de basse, de moyenne et de haute altitude.

M. grandisonae et *M. guibei* sont sympatriques sur les Chaînes Anosyennes ; elles diffèrent par leur taille.

(*e*) *M.* gr. *depressiceps*. Peu diversifié, ses 4 espèces, de tailles moyennes à modérées, vivent dans les phytotelmes de *Pandanus* et manifestent un net thigmotactique dorsal qui les conduit à rechercher un contact avec le support. Les pontes sont aériennes dans les deux seules espèces, *M. tornieri* et *M. depressiceps*, où la reproduction soit connue. Leur caryotype est très stable Ce groupe évoque clairement le g. *Boophis*.

— *M. elegans* et *M. peraccae* sont des formes montagnardes sympatriques (Tsaratanana , Chaînes Anosyennes). La taille de la première est un peu plus grande.

— *M. depressiceps* et *M. tornieri* sont sympatriques à Périnet. Elles ont sensiblement la même taille, sont morphologiquement très proches (espèces jumelles) mais présentent une différenciation éco-éthologique nette : *M. depressiceps* pond ses œufs blancs au-dessus d'eaux superficielles tandis que les œufs verts de *M. tornieri* surplombent des eaux profondes ; en outre, les chants sont très différents.

1.2.3. — Genre *Mantella*. Avec ses 5 espèces, toutes d'une même petite taille, très colorées, diurnes, strictement forestières, surtout orientales, ce groupe très spécialisé a une position taxonomique difficile à préciser. Par les caryotypes et la morphologie des têtards, il se rattache aux groupes *Mantidactylus argenteus* et *M. depressiceps*.

En dépit de très vastes distributions, la quasi-totalité des localités ne renferment qu'une espèce. Seule, *M. betsileo*, a étendu sa distribution dans le domaine occidental et pénètre quelque peu dans le domaine méridional. Les autres espèces sont exclusivement orientales avec, pour deux d'entre elles, une large distribution altitudinale, tandis que les deux dernières sont localisées aux basse et moyenne altitudes.

Leurs relations phylogénétiques restent trop énigmatiques, de même que celles des espèces du groupe *argenteus* dans le g. *Mantidactylus* pour préciser où les *Mantella* se sont différenciées Tout au plus, peut-on considérer l'hypothèse qu'il s'agisse des basses ou moyennes altitudes dans le domaine oriental comme la plus vraisemblable.

M. madagascariensis manifeste une grande variabilité inter- mais aussi intra-populationnelle. Nous avons réfuté la validité des sous-espèces fondées par des muséologues : il est, en effet, surprenant de constater l'étonnante variabilité existant entre les populations de deux ruisselets voisins, sans doute consécutive à une sédentarité affirmée et, peut-être, une territorialité. Nous pensons, au contraire, qu'il s'agit d'une espèce à vaste aire de répartition, différenciant localement, sur ses confins, des populations marginales.

Source : MNHN, Paris

— *M. aurantiaca* a, au contraire, une distribution connue sub-ponctuelle, liée à la forêt orientale marécageuse, d'autant plus surprenante que ses exigences en terrarium ne paraissent pas excessives.

1.3. — **Rhacophoridae.** Cette famille n'est représentée à Madagascar que par deux genres primitifs, avec une très inégale spéciation : *Aglyptodactylus*, monotypique et *Boophis* qui, avec 27 espèces, occupe le deuxième rang pour la faune des Amphibiens malgaches Dans ces deux genres, le mâle est beaucoup plus petit que la femelle mais le dichromatisme sexuel est faible.

1.3.1. — Genre *Aglyptodactylus.* L'unique espèce de ce genre, conservateur dans son anatomie avec une colonne vertébrale diplasiocoele, a, par contre, un habitat dérivé : terrestre, elle vit dans la litière des forêts orientales. Sa distribution chorologique et altitudinale, depuis la côte jusqu'aux confins des zones rocheuses, est considérable.

1.3.2. — Genre *Boophis.* Nous avons indiqué, ci-dessus, l'existence de similitudes morphologiques entre les espèces arboricoles de *Boophis* et les *Mantidactylus* du groupe *depressiceps*. La comparaison de leurs distributions respectives (chapitre 3-2), permet d'avancer l'hypothèse que les *Boophis* aient pu se différencier dans un secteur des hautes ou moyennes altitudes du domaine oriental.

Si les pattes postérieures longues et grêles, par exemple, des Rhacophoridae, les opposent sans ambiguïté aux Microhylidae arboricoles, les différences entre Mantellidae et Rhacophoridae sont, là aussi, nombreuses. Ainsi, chez les Mantellidae, les jeunes sont peu différents des adultes tandis que chez les Rhacophoridae les colorations juvéniles et adultes sont distinctes dans le détail bien que, le plus souvent, si le jeune est vert, la teinte générale de l'adulte reste dans les mêmes tons (mais devient, parfois, beige ou brun), alors que si le jeune est plus ou moins beige, l'adulte n'est pas verdâtre. En outre, les *Boophis* arboricoles sont des Amphibiens des feuillages, de la canopée surtout, où, pour la plupart, ils ne s'exposent guère au soleil. Ils se distinguent des *Mantidactylus* arboricoles qui sont des Amphibiens des troncs et notamment des phytotelmes. Les différences dans l'habitat des adultes traduisent une occupation de niches écologiques séparées qui se retrouve chez leurs têtards dont la morphologie diffère. Ils se distinguent aussi des Hyperoliidae qui vivent sur des feuilles, non dans la canopée mais en lisière des forêts, et qui s'exposent souvent et longuement au soleil.

L'adaptation fondamentale des Rhacophoridae semble être l'arboricole, les milieux terrestre et aquatique, constituant des habitats dérivés, utilisés uniquement en altitude.

Malgré sa diversité spécifique, le g. *Boophis* reste très homogène aux plans anatomique (morphologie de la ceinture scapulaire) et cytogénétique. Nous avons distingué 7 groupes d'espèces.

1.3.2 1. *B.* gr. *goudoti*. Ce groupe de 7 espèces, de tailles moyennes à grandes, a une distribution préférentielle en moyenne et haute altitudes voire même montagnarde, avec des têtards vivant en eaux courantes. Ces adaptations expliquent leur localisation sur les pentes, donc en altitude. Seuls, *B. goudoti* et *B. madagascariensis* se reproduisent en eaux calmes qui, moins renouvelées, sont plus chaudes, induisant un développement larvaire plus rapide. Leurs premières pontes se développent en 2 à 3 mois, donc en une seule saison chaude, dont la fin est marquée par un premier pic de métamorphoses. Leurs pontes tardives, émises en mars-avril, ne se métamorphosent que juste avant la saison chaude suivante, en septembre, fournissant un second pic,

Source : MNHN, Paris

moins important que le premier. Pour les espèces d'eaux courantes, la métamorphose n'a lieu qu'en fin de saison sèche, juste avant la saison de reproduction suivante, leur unique maximum de métamorphoses correspond au second pic des deux espèces précédentes.

(a) *B. goudoti* et *B. madagascariensis*. Les similitudes dans leur grande taille, dans leur reproduction et dans leur répartition sont associées à des différences multiples. *B. madagascariensis* accède aux basses altitudes de la Côte Est, tandis que *B. goudoti* est restreint à des altitudes supérieures à Périnet où, d'ailleurs, il est beaucoup plus rare qu'en haute altitude, *B. madagascariensis* est une espèce forestière de milieux denses, humides, et très arboricole ; elle est particulièrement fragile en terrarium. *B goudoti* vit en milieux plus ouverts, dans les zones forestières claires, sinon même déboisées, le long des cours d'eau qui, en forêt ombrophile dense, constituent des tranchées de lumière où elle s'expose volontiers en plein soleil.

(b) *B. hyloides* et *B. untersteini*. *B. hyloides*, forme d'altitude, de biologie mal connue pourrait n'être que l'adulte de *B. untersteini*. *B. untersteini* a une distribution restreinte aux Hautes Terres Centrales. Apparentée à *B. madagascariensis* et *B. goudoti*, elle en diffère par sa petite taille et son caractère nettement plus forestier que *B. goudoti*, et nettement moins arboricole que *B. madagascariensis*.

(c) *B. reticulatus* et *B. rhodoscelis* D'une même petite taille, ces deux espèces de moyenne et haute altitudes se reproduisent dans les ruisseaux. Leurs distributions se superposent, dans la moitié centrale de l'Ile.

(d) *B. callichromus*. Mentionnée par Ahl, sans plus de précision, du Nord-Ouest tout comme *B. rhodoscelis*, cette petite espèce, ne semble pas avoir été retrouvée. Il est fort vraisemblable qu'elles aient été récoltees dans une forêt plus dense et plus humide que l'Ankarafantsika, car nombre d'espèces signalées du Nord-Ouest par cet auteur ont été retrouvées a Périnet. Nous avons, en effet, indiqué ci-dessus l'existence d'une longue bande à forte pluviométrie due aux pluies de mousson dans cette région.

1.3.2.2. *B.* gr. *difficilis*. Les trois espèces de ce groupe vivent très haut dans la canopée des arbres. Elles sont difficiles à collecter et leurs aires de distribution sont certainement sous-estimées Elles sont, en outre, difficiles à déterminer. *B. difficilis* est de coloration rouge ; *B. majori*, beige avec des parties rouges et *B. miniatus* change de coloration de beige à rouge entre le jour et la nuit. De petite taille, les mâles ne mesurent que 20 à 25 mm et les femelles de 25 à 35 mm ; ce sont des formes d'altitudes moyenne à haute qui se développent en eaux courantes assez rapides.

1.3.2.3. *B.* gr. *luteus*. Les deux seules espèces connues par leurs adultes se rapprochent par leur coloration, marquée par des lignes blanches, et la forme de leurs sacs vocaux. De moyenne et haute altitudes, arboricoles, vivant très haut dans les arbres, avec des têtards en eaux courantes, ces deux espèces sympatriques diffèrent nettement par leur taille, *B. albilabris* étant beaucoup plus grande que *B. luteus*.

1.3.2.4. *B.* gr. *rappiodes*. Les quatre espèces de ce groupe ont en commun une petite taille, une coloration fondamentale verdâtre, un corps svelte avec des pattes très allongees, des têtards vivant en eaux courantes, une distribution en moyenne et haute altitudes.

Très difficiles à observer à cause de leur couleur verte et de leur habitat dans les canopées, leur répartition reste mal connue La localite type, E. de Morafenobe, forêt de Mahajeby, de *B. erythrodactylus* s'explique car elle correspond précisément à une enclave, avec certitude forestière, du bioclimat Humide tempéré dans le bioclimat

Source : MNHN, Paris

Subhumide chaud du domaine nord-occidental de basse altitude. De telles enclaves, mises en évidence à Madagascar chez divers végétaux et animaux, sont révélatrices de l'importance des facteurs du milieu sur la spéciation.

Autre difficulté, les spécimens en collection sont souvent considérés comme juvéniles d'autres espèces de *Boophis*, alors que, sur le terrain, il est aisé de les distinguer par leur chant.

Largement sympatriques, leur répartition écologique est inconnue.

1.3.2.5. *B.* gr. *microtympanum.* Ce petit groupe exclusivement des Hautes Terres et des montagnes du quart Centre Sud de l'Ile, est homogène avec des tailles très proches, moyennes, des colorations accusées (l'adulte de *B. laurenti* et le têtard de *B. williamsi* sont jaune et noir, homochromes sur le fond de sable et gravier des petits ruisseaux) et des mœurs non arboricoles mais relativement aquatiques. Les adultes grimpent sur les plantes rivulaires herbacées mais passent beaucoup de temps immergés dans des eaux froides claires et acides (Paulian *et al.*, 1971).

Ces trois espèces diffèrent quelque peu par les dimensions de leur pied et de leur palmure. *B. williamsi* . son développement sur l'Ankaratra dure 2 ans *B. laurenti* est allopatrique avec le précédent sur l'Andringitra, avec une grande variabilité chromatique. *B. microtympanum*, moins montagnard, est sympatrique avec les deux précédents.

1 3.2.6. *B.* gr. *tephraeomystax.* Riche de 7 espèces, ce groupe présente une large diversité de tailles. La reproduction s'effectue, en général, en eaux stagnantes. Les mains sont faiblement palmées mais leur mode de vie reste mal connu. Nous distinguerons deux ensembles :

(*a*) *B. tephraeomystax* à *B. hillenii.* Les quatre premières espèces, selon notre classement, sont apparentées par leur développement.

— *B. tephraeomystax*, espèce de taille modérée, est exclusivement côtière. Elle s'expose souvent au soleil ; sa résistance à la dessiccation lui a permis de s'adapter secondairement, comme *B. goudoti* et *Heterixalus*, à des milieux de forêts claires voire de lisières forestières. Cette caractéristique physiologique, associée à une faible quantité cellulaire d'ADN, corrélative de divisions cellulaires accélérées, donc d'un développement larvaire plus rapide, lui ont permis de coloniser la côte Ouest jusqu'aux limites du domaine méridional. Les caryotypes des formes orientales et occidentales sont différents mais ne sont pas en corrélation avec des différences morphologiques évidentes.

S'il y a incontestablement rupture du flux génique, il nous paraît utile d'étudier la variabilité dans plusieurs populations avant de proposer des modifications taxonomiques encore prématurées.

— *B. granulosus* et *B. hilleni* sont des espèces de moyenne altitude, *B. idae* de moyenne et haute altitudes ; elles sont localement en sympatrie écologique, par exemple à Périnet, seule localité connue, avec Moramanga, pour *B. granulosus*. Leurs tailles sont très voisines.

Si la similitude des adultes de *B. idae* et *B. hillenii* (espèces jumelles) a été une source de nombreuses confusions dans la littérature, leurs têtards sont nettement différents.

(*b*) Les trois autres espèces ont des distributions restreintes. *B. opisthodon*, espèce de grande taille, côtière, est limitée au quart Centre Nord. *B. leucomaculatus* est une forme insulaire (Nosy Mangabe), de taille moyenne, connue par le seul exemplaire type. *B. microtis* est, à l'inverse, une forme de haute altitude, du quart Sud de l'Ile.

Source : MNHN, Paris

1.3.2.7. *B. gr. pauliani.* Seule espèce dans ce groupe, elle a été isolée pour ses caractéristiques de coloration : coloration externe et squelette verts, de denture : pas de dents vomeriennes et ses mœurs : elle vit près des eaux stagnantes, à l'inverse de la plupart des autres *Boophis* verts qui vivent à proximité d'eaux courantes.

Ses affinités s'établissent avec le groupe *difficilis* et, en particulier, avec *B. majori* de coloration beige mais à squelette verdâtre et pourvu d'une frange de tubercules sur le bord de l'avant-bras et du tarse. Elle diffère, en outre, de ce dernier par sa taille plus petite.

1.4. — Genre **Tomopterna** (Raninae). L'unique espèce de Raninae endémique à Madagascar est une forme d'assez grande taille, exclusivement occidentale et méridionale, terrestre à mœurs fouisseuses, à reproduction aquatique en eaux stagnantes

2. Invasions ultérieures.

Alors que, pour nous limiter au domaine de l'herpétologie, nous avons vu que la majorité du peuplement actuel en Reptiles s'explique par des immigrations en provenance d'Afrique (Blanc, 1972), il est surprenant de constater que leur part dans la constitution de la faune des Amphibiens est minime (6 % du peuplement).

Les difficultés sont de deux ordres : transport et indigénisation. La faible résistance des Amphibiens à la dessiccation, par le soleil ou l'eau salée, en fait de médiocres candidats à des transports aléatoires par radeaux flottants, comme il est possible de l'observer dans tous les systèmes insulaires océaniques. L'arboricolie des Hyperoliidae, pourvus d'un cartilage intercalaire, constitue une adaptation positive importante, qui ne joue, toutefois, pas en faveur de *Ptychadena mascareniensis*.

L'indigénisation des *Heterixalus* a pu être favorisée par absence de concurrence écologique dans l'Ouest malgache, et celle de *Ptychadena mascareniensis* par son abondante reproduction.

2.1. — **Hyperoliidae.** Nous ne possédons guère d'arguments pour préciser la date d'arrivée des Hyperoliidae à Madagascar mais nous rappellerons que si le genre *Heterixalus* y est endémique, il est très proche du genre africain *Hyperolius*. Un scénario plausible pour la différenciation de ses 7 espèces connues aujourd'hui, déduit de leurs affinités et de leurs répartitions, pourrait être le suivant :

(*a*) Groupe *H. tricolor, H. betsileo, H. boettgeri.* Ces trois espèces, de tailles identiques, avec des juvéniles caractérisés par leurs lignes dorsales, sont très proches

Les deux premières ont une vaste distribution tant horizontale, orientale et occidentale, qu'altitudinale. Il est possible d'imaginer qu'elles jalonnent un schéma de colonisation avec une implantation des populations fondatrices dans le Nord-Ouest, d'où elles auraient gagné la côte Est par les Hautes Terres Centrales. *H. tricolor*, notamment, est très résistant à la température : ses têtards survivent, dans les eaux chaudes, parfois légèrement saumâtres des lagunes orientales (Ambila-Lemaitso). *H. boettgeri*, très proche de *H. betsileo*, est isolée allopatriquement dans le Sud-Est.

(*b*) Groupe *H. madagascariensis* et *H. alboguttatus.* Ces deux espèces affines, qui peuvent acquérir, par exposition directe au soleil, une teinte de fond parfois entièrement blanche, sont allopatriques et côtières orientales. *H. madagascariensis* dans le quart Centre Nord, de plus grande taille, est exclusivement côtière, tandis que *H. alboguttatus*, dans le quart Centre Sud, franchit la falaise.

(*c*) *H. rutenbergi* est une forme bien différenciée à la fois par sa morphologie et par sa distribution sur les Hautes Terres du Centre.

(*d*) *H. nossibeensis*, strictement insulaire pourrait, selon ses affinités (non encore

Source : MNHN, Paris

établies), être issue soit du peuplement initial occidental, soit d'une invasion à partir du domaine, de type oriental, du Bas Sambirano.

2.2. — Genre **Ptychadena** (Raninae). Représenté par une seule espèce non endémique, répandue aussi dans les Mascareignes d'où elle a été décrite (île Bourbon la Réunion), ce genre est considéré unanimement comme d'arrivée récente. Les modalités en restent hypothétiques. L'utilité d'un développement direct n'est donc pas évidente pour les transports à longue distance des Amphibiens.

Bien que de peu d'intérêt zoogéographique, tout au moins en l'absence de travaux systématiques plus précis sur ses diverses populations, *P. mascareniensis* constitue un élement majeur des biocénoses dans les milieux ouverts, secondarisés, les moins originaux, et à faible diversité spécifique, notamment les rizières Quoi que soumise à une intense prédation et à un fort parasitisme elle est partout, sauf en forêts denses, et dans toute l'île, très abondante. Elle concurrence surtout *Mantidactylus alutus* et entraîne sa disparition.

CONCLUSION. — La perspective de rassembler en un vaste panorama les séquences de la mise en place du peuplement en Amphibiens de Madagascar reste hors de portée, et le restera sans doute toujours compte-tenu des modifications anthropiques considérables des milieux naturels, que nous aborderons dans le prochain chapitre.

Cet essai de synthèse zoogéographique nous aura permis, cependant, de préciser l'intervention des principaux facteurs suivants :

Les facteurs abiotiques : les caractéristiques du climat, mais aussi des milieux aquatiques, ainsi que celles du couvert végétal jouent un rôle important dans la spéciation, comme en témoignent l'existence d'enclaves (Mahajeby par exemple), et de caténas d'espèces affines au long de transects altitudinaux, comme les groupes *albofrenatus* et *ulcerosus* dans le g. *Mantidactylus*.

Cette conception écologique à grande échelle n'explique qu'une partie du peuplement. Nous avons vu que de nombreux genres ou groupes d'espèces ne sont présents que dans une aire géographique relativement réduite. Il peut s'agir soit de formes en cours de régression, soit en cours d'expansion, soit en équilibre avec des espèces concurrentes à la périphérie de leur aire de distribution.

Des modifications du comportement, comme par exemple, chez les adultes de *Boophis*, l'aptitude à s'exposer en plein soleil, ou, chez les têtards, l'aptitude à vivre en eaux calmes voire stagnantes, ou l'acquisition chez les Microhylidae d'une ponte abondante en milieu aquatique, leur ont été nécessaires pour coloniser les domaines occidental et méridional en raison de la brièveté de la saison humide. Il en est de même de comportements alimentaires comme d'adelphophagie.

D'autres facteurs plus subtils, comme la réduction de la quantité d'ADN cellulaire permettant un développement larvaire accéléré, ont également dû jouer un rôle non négligeable pour la colonisation des milieux où les saisons sont bien marquées.

Enfin, il est remarquable de constater que les espèces endémiques répandues dans l'ensemble des domaines biochimatiques sont plus souvent des formes anciennes appartenant aux g. *Scaphiophryne*, g. *Dyscophus*, g. *Tomopterna*, g. *Mantidactylus*, que des représentants de genres dérivés comme *Boophis*, considéré, toutefois, comme genre primitif dans la famille des Rhacophoridae, et *Mantella*.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE 5

L'HOMME ET LE PEUPLEMENT DES AMPHIBIENS

Dans ce chapitre, nous présenterons quelques aspects du rôle de l'homme intervenant comme facteur biogéographique, notamment son impact sur les Amphibiens et les perspectives de protection et de gestion de cette partie de la faune.

1. — IMPACTS DE L'HOMME

1.1. — Action directe sur la faune des Amphibiens.

La principale est d'ordre gastronomique : les "cuisses de nymphes" constituent la spécialité culinaire fort prisée de quelques restaurants, à Tananarive et à Ambatolampy en particulier. Le marché tananarivien est régulièrement approvisionné en *Boophis goudoti*, en *Mantidactylus grandidieri* et en *M. guttulatus*, espèces parmi les plus recherchées pour leur grande taille et la finesse de leur chair. Ces Grenouilles sont, avant leur commercialisation, stockées dans des bassins, avec une faible quantité d'eau plus ou moins renouvelée ; durant cette période les reproductions ne peuvent intervenir et, au cours des transports, la mortalité n'est parfois pas négligeable.

La terrariophilie apparaît peu développée et la règlementation des exportations limite les prélèvements qu'elle engendrerait nécessairement, dans une phase initiale tout au moins.

L'introduction volontaire à Majunga de l'énorme *Rana tigerina* et sa dissémination plus ou moins passive (elle a été récoltée tout près de Tananarive, à Nanisana) est catastrophique pour la faune locale des Amphibiens qu'elle ingurgite aux divers stades de leur cycle.

L'utilisation des Amphibiens comme remèdes traditionnels ou "fanafody" est anecdotique, limitée surtout à la préparation, à partir des grandes espèces, de bouillons contre la toux.

1.2. — Action indirecte sur la faune des Amphibiens.

En dépit d'une arrivée relativement récente de l'homme à Madagascar, son impact sur beaucoup de milieux naturels a été d'une extrême brutalité, même en l'absence de moyens technologiques destructeurs élaborés.

Les premiers établissements humains ne semblent pas antérieurs à 300, sinon même 800 ans, après J.-C. (Vérin, 1967) et, pendant longtemps, de vastes territoires restèrent inoccupés, dont d'ultimes vestiges subsistent aujourd'hui encore.

Aux peuplements initiaux qui s'étendirent progressivement, vers la fin du premier millénaire, sur la plus grande partie des côtes (Battistini & Vérin, 1966), succéda tardivement l'occupation des Hautes Terres en Imerina et dans le Sud Betsileo. L'implantation humaine en Imerina daterait du 14e siècle, sur la bordure orientale des Hautes Terres, au Sud-Est de l'emplacement actuel de Tananarive et pendant longtemps, jusqu'à la fin du 18e siècle n'excéda pas un quadrilatère de 50 sur 80 km (Deschamps, 1965).

Les densités humaines moyennes furent extrêmement faibles avec 2.550.000 habitants en 1900 et 3.770.000 en 1936. L'explosion démographique est récente : 4.122.000 hab. en 1941, 5.144.000 en 1958 et 7.100.000 en 1969.

Source : MNHN, Paris

Le peuplement actuel, d'environ 8 millions d'habitants, dont les 3/4 sont des agriculteurs, est très inégalement réparti. Si l'Imerina central atteint des densités supérieures à 40 hab./km², 8 % seulement du pays a une densité humaine de plus de 20 hab./km² ; 120.000 km², soit 20 % de la surface totale, ont moins de 0,3 hab./km² et 30.000 km² (5 % du pays) sont inhabités (Rouveyran & Chavannes, 1969).

1.2.1. — *Incidence du feu et du bétail sur les milieux terrestres.* L'installation des premiers occupants s'est heurtée à la forêt qui semble bien avoir été omniprésente à Madagascar. Même s'il a pu être montré, en comparant deux séries de photographies aériennes séparées par un intervalle de 21 ans, que tout récemment et localement, dans la région d'Ankazoabo, les lisières entre la savane et la forêt tropophile occidentale n'ont guère varié (Morat, 1972), la plupart des auteurs (revue *in* Koechlin *et al.*, 1974), se rangent à l'opinion de Perrier de la Bâthie (1921), pour qui le climax est forestier dans l'ensemble de la Grande Ile.

Les arguments sont multiples et sérieux :

— Les herbacées et les annuelles sont nombreuses, mais toutes sylvicoles.

— Plusieurs espèces végétales et animales n'ont plus jamais été retrouvées depuis leur collecte initiale, traduisant la destruction totale de leur habitat.

— La pauvreté floristique, le manque d'originalité, l'endémisme faible, l'absence quasi-totale de formes d'adaptation au milieu sont, selon Koechlin *et al.* (1974), des arguments en faveur du caractère secondaire récent des savanes malgaches. Les rares exceptions s'expliquent par la présence (ou la survivance) de formations herbeuses limitées, plus ou moins temporaires, après destructions du couvert forestier lors d'incendies naturels, de glissements de terrain, d'inondations, etc...

— Il n'existe, à Madagascar, contrairement à l'Afrique, que peu d'Amphibiens adaptés à la vie en savane.

— Maints témoignages attestent de la présence de vastes forêts dans des régions aujourd'hui largement dénudées, même sur les massifs montagneux. Ainsi, Mayeur (1777) évoque l'Ankaratra couvert de forêts ; au siècle dernier encore, les trajets entre Tananarive et Majunga, d'une part, Ambositra d'autre part, recoupaient de grands lambeaux forestiers.

— Enfin, il n'est nul familier de la nature malgache qui n'ait observé des pans entiers de forêt originelle abattue puis mise à feu sur place, quelques mois plus tard, pour la riziculture de montagne, par la pratique du "tavy".

Si un consensus existe pour considérer qu'à l'arrivée de l'homme, Madagascar était recouverte de façon continue d'une végétation essentiellement ligneuse, largement diversifiée en liaison avec les facteurs climatiques, orographiques et édaphiques, les opinions divergent sur l'étendue de la responsabilité de l'homme dans les processus de savanisation.

La savanisation actuelle pourrait être d'ordre climatique, due à un assèchement récent responsable de la disparition de la faune des grands subfossiles quaternaires : l'Hippopotame nain, l'Aepyornis et les Lémuriens géants. Diverses légendes et observations attestent, en effet, que la plupart d'entre eux furent contemporains de l'occupation humaine (revue *in* Battistini & Vérin, 1972).

Pour les botanistes, Perrier de la Bâthie et Humbert, par contre, l'homme est seul responsable de la destruction des 8 à 9 dixièmes du couvert végétal climacique. Elle s'est surtout exercée au détriment des formations tropophiles, le feu étant favorisé par une longue saison sèche au cours de laquelle une litière combustible s'accumule. De

Source : MNHN, Paris

même, les forêts sclérophylles et les fourrés d'altitude ont pu être l'objet d'immenses et fantastiques incendies détruisant, à l'issue d'une période sèche quelque peu accusée, une végétation particulièrement inflammable, faite de plantes éricoïdes denses et peu élevées, recouvrant d'épaisses couches de Mousses, de Lichens et de litière en partie transformées en tourbe.

Pour Perrier de la Bâthie, cette destruction aurait pu être achevée en moins d'un siècle. La tradition orale perpétue le souvenir de l'existence d'immenses incendies en Pays Betsileo, à l'arrivée des premiers occupants, les Vazimba, et dans la région du lac Alaotra, dénommés respectivement "afotroa" et "afotria" (*in* Battistini & Vérin, 1972). Dès 1777, Mayeur décrit l'aspect entièrement dénudé de l'Imerina central alors que la population totale de l'Ile ne devait avoisiner que 1 million d'habitants. Il souligne l'absence d'arbres et la pénurie de bois pour la construction, le chauffage et la cuisson des aliments. Tandis que Gauthier (1902) estime qu'il n'y a aucune indication que l'Imerina ait jamais été boisée, Raison (1972) relève des témoignages historiques de la pratique du "tavy" et de l'existence de forêts Rappelons la destruction subtotale de la végétation altimontaine du Tsaratanana par deux incendies involontaires au cours des deux premières missions effectuées sur ce massif : la mission exploratoire des Capitaines Meunier et Bodry, en 1899, et celle du géologue Lemoine, en 1903, ainsi que l'incendie de la forêt d'Antoetra (ca. 30 km au S.-E. d'Ambositra) qui, en consumant l'humus du sol, calcina les racines, sans que les branches et les troncs ne soient enflammés (Vignal, 1955).

Actuellement, les formations sensibles ne subsistent plus que très localement, protégées par des falaises ou des zones rocheuses jouant le rôle de coupe-feux.

Les forêts les mieux conservées sont celles qui doivent être abattues pour être brûlées : le bush du Sud riche en plantes à latex ou à réserves d'eau et surtout la forêt ombrophile de moyenne altitude et des vallées. La fréquence des reliefs multifaces, à pentes souvent excessives, une pluviométrie élevée et largement étalée au cours de l'année, la fréquence des sols tourbeux, la dissémination des essences commercialisables ont largement protégé cette forêt, en accumulant les difficultés d'exploitation Elle est surtout détruite pour la pratique des cultures itinérantes sur brûlis. En outre, les feux de brousse incontrôlés, répétés annuellement, attaquent leurs lisières et entretiennent le processus de savanisation.

L'impact sur le milieu naturel des populations humaines, même fort clairsemees, a été singulièrement démultiplié par un autre puissant levier, le bétail. Les immenses troupeaux de zébus (11 millions de têtes, en 1969) élevés, notamment, pour des raisons de prestige et pour les sacrifices mortuaires, justifient et renforcent l'action meurtrière du feu. Les Bovidés circulent librement en forêt, broutent et piétinent le sous-bois, ouvrent des sentes et favorisent le dessèchement de la litière. Ils compromettent la survie de la forêt et aggravent l'attaque des feux.

En conclusion, il semble bien que la faune des Amphibiens ait été confrontée non pas à un processus relativement progressif de savanisation d'origine climatique mais à une disparition brutale, quasi-instantanée des trois-quart du couvert vegetal climacique ligneux lors des stades initiaux de l'occupation humaine, prolongée depuis lors par l'action destructrice des feux de brousse sur les lisières, du bétail et des cultures sur brûlis.

Koechlin *et al* (1974 : 605) constatent que c'est précisément l'arrivée récente de l'homme, et du feu, qui permet d'expliquer l'énorme et rapide extension des formations graminéennes. La savanisation suit immediatement l'incendie ; la répétition des

Source : MNHN, Paris

feux, en synergie avec l'impact du bétail, empêche tout retour de la forêt et assure la pérennité des immenses savanes, des pseudo-steppes et des prairies altimontaines actuelles, à *Hyparrhenia rufa, Heteropogon contortus, Aristida rufescens*, piquetées parfois, selon la nature des sols, de Palmiers "satrana" (*Hyphaene shatan*) ou de "sakoa" (*Poupartia* [– *Sclerocarya*] *caffra*), qui recouvrent environ 60 % du pays. Un embuissonnement local ultérieur, par des *Terminalia* ou des *Stereospermum variabile* n'offre guère d'intérêt pour les Amphibiens.

Les effets de la déforestation sur la faune des Amphibiens sont multiples :

— Suppression directe de l'habitat et des sites de ponte pour les espèces arboricoles.

— Régression des plantes rivulaires sur lesquelles les espèces grimpeuses séjournent.

— Suppression des sites de ponte pour beaucoup d'espèces fouisseuses qui les aménagent préférentiellement sous les troncs et dans les souches en décomposition. Nous avions déjà signalé l'incidence néfaste de l'autorisation du ramassage du bois mort (Blanc, 1981).

— Disparition, par combustion, érosion ou embroussaillement, de la litière indispensable à beaucoup de formes terrestres forestières.

— Modifications microclimatiques, se traduisant, à la suite d'une exposition directe au soleil, par l'accentuation des variations de températures, la dessication — même temporaire — du sol, la réduction de l'hygrométrie ambiante, qui détruisent les pontes ou les larves et entraînent la disparition des adultes.

— Même les espèces essentiellement aquatiques sont décimées : une réduction rapide du couvert végétal, modifie considérablement les caractéristiques hydrologiques des cours d'eau. Les pluies provoquent des crues soudaines et un fort ravinement. Les pontes et les têtards sont entraînés. Les eaux humifères opalescentes, acides, de la forêt, deviennent chargées de boue latéritique qui englue la gangue gélatineuse des œufs. Les eaux de pluie n'étant plus mises en réserve, le débit des cours d'eau se réduit considérablement jusqu'à l'assèchement entre deux crues, éliminant ainsi toute possibilité de survie pour la plupart des espèces.

Enfin, la réduction des forêts s'accompagne d'une réduction de la pluviométrie.

Or, nous avons vu l'importance de ce facteur pour la faune des Grenouilles, en terme, notamment, de richesse spécifique.

Les principaux effets du bétail découlent surtout du broutage et du piétinement. Le sous-bois s'éclaircit, s'assèche et devient hostile aux Amphibiens des litières. Les abords des points d'eau, des mouilles en particulier, sont modifiés, souillés d'excréments, boueux : la survie des pontes, des têtards et des adultes aquatiques et rivulaires est compromise.

1.2.2. — *Aménagements des milieux aquatiques.* Le riz étant la nourriture de base de la plupart des Malgaches, la riziculture irriguée, relayant celle de "tavy", a radicalement transformé de vastes régions (environ 800.000 ha) en Imerina au détriment des marécages surtout, en pays Betsileo au détriment des thalwegs et des versants et, plus récemment, dans l'Ouest sakalava au détriment des "matsabory". La végétation rivulaire est détruite, le sol est retourné ou densément piétiné et la rizière est mise en sec durant plusieurs mois, après la récolte. Ces modifications drastiques de milieux particulièrement propices aux Amphibiens entraînent l'éradication de la faune endémique et favorisent, à l'inverse, l'extension, voire la pullulation, de *Ptychadena mascareniensis*.

Source : MNHN, Paris

Les autres cultures en zones humides, comme le "taro" (*Colocasia antiquorum*), sont d'ampleur beaucoup plus limitée.

Le développement de la pisciculture par les modifications des milieux qu'il entraîne et l'introduction de Poissons carnivores ou omnivores a aussi un impact négatif sur les Amphibiens. Razarihelisoa (1979) signale la pauvreté en têtards des bassins à Black-bass (*Micropterus salmoides*) et à *Tilapia*, tandis que les têtards de *Ptychadena mascareniensis* exploitent les bassins de ponte des Carpes.

1.2.3. — *Modification des relations trophiques.* Nous n'évoquerons, ici, que l'impact de l'homme sur les prédateurs d'Amphibiens. Les Crocodiles, sauf en quelques rares régions, ont été pratiquement éradiqués et les populations de Carnivores et les Boidés sont en nette régression, si bien que des mesures de protection ont dû être prises pour toutes ces espèces.

L'extension des milieux ouverts a pu favoriser certains prédateurs, comme les *Bubulcus ibis* ou "Vorompotsy" qui accompagnent les troupeaux de Zébus mais leur action s'exerce surtout aux dépens de l'espèce non endémique, très abondante, *Ptychadena mascareniensis*.

2. — PROTECTION ET GESTION. En complément des listes d'espèces recensées dans les aires actuellement protégées, nous rapporterons quelques considérations sur la protection et la gestion des Amphibiens malgaches.

2.1. — **Listes taxonomiques dans les aires protégées.** Ces aires comprennent (Andriamampianina, 1981) 12 Réserves naturelles intégrales créées en 1927 (R.N.I. n° 1 à 10), en 1939 et 1952 pour les deux dernières. Par décret n° 64-381 du 16 septembre 1964, la R.N.I. 2, de Masoala, fut déclassée à des fins d'exploitation. S'y ajoutent les deux Parcs nationaux de l'Isalo et de la Montagne d'Ambre, 21 Réserves spéciales, y compris les deux Réserves de faune de Périnet-Analamazaotra et d'Ambohitantely, et une trentaine de Stations forestières dont quelques-unes conservent des vestiges de forêts naturelles : Manjakatompo, Angavokely, Mandena, Ampijoroa, Ivoloina.

Il nous a paru utile, dans le cadre de cet ouvrage, de récapituler les espèces dont la présence, dans ces aires qui bénéficient d'une protection légale, est attestée par nos observations ou par la littérature.

2.1.1. — *R.N.I. n° 1, de Betampona* (V-44) (fig. 161)

(41.777 ha à l'origine mais réduite, en 1966, à 2.228 ha ; forêt ombrophile orientale de basse altitude : 300 à 550 m).

19 : *Plethodontohyla coudreaui*
97 : *Mantidactylus guttulatus*

2.1.2. — *R.N.I. n° 3, de Zahamena* (S-T-43).

(73.160 ha ; forêt ombrophile orientale surtout de moyenne altitude : 500 à 1 300 m).

17 : *Plethodontohyla alluaudi*
20 : *Plethodontohyla ocellata*
21 : *Plethodontohyla notosticta*
24 : *Platypelis grandis*
54 : *Mantidactylus depressiceps*
55 : *Mantidactylus tornieri*
109 : *Boophis madagascariensis*
118 : *Boophis rappiodes*

2.1.3. — *R.N.I. n° 4, du Tsaratanana* (U-34).

(48.622 ha ; elle englobe le sommet culminant de l'Ile, le Mont Maromokotra : 2 887 m ; forêts ombrophiles orientales à partir de 700 m et fourré de montagne).

Source : MNHN, Paris

12 : *Plethodontohyla minuta*
14 : *Plethodontohyla guentherpetersi*
23 : *Platypelis alticola*
25 : *Platypelis pollicaris*
26 : *Platypelis tsaratananaensis*
52 : *Mantidactylus elegans*
53 : *Mantidactylus peraccae*
77 : *Mantidactylus granulatus*
78 : *Mantidactylus pliciferus*
90 : *Mantidactylus ulcerosus*
91 : *Mantidactylus betsileanus*
93 : *Mantidactylus biporus*
105 : *Boophis goudoti*
133 : *Aglyptodactylus madagascariensis*

2.1.4. — *R.N.I. n° 5, de l'Andringitra* (N-55).
(31.160 ha ; formations d'altitude (au-dessus de 1 200 m) de ce massif dont le pic Boby, avec 2 658 m, est le second sommet de Madagascar.

1 : *Scaphiophryne madagascariensis*
13 : *Plethodontohyla bipunctata*
21 : *Plethodontohyla notosticta*
33 : *Anodonthyla montana*
43 : *Heterixalus tricolor*
52 : *Mantidactylus elegans*
59 : *Mantidactylus domerguei*
70 : *Mantidactylus redimitus*
74 : *Mantidactylus boulengeri*
76 : *Mantidactylus decaryi*
78 : *Mantidactylus pliciferus*
79 : *Mantidactylus luteus*
81 : *Mantidactylus spiniferus*
82 : *Mantidactylus lugubris*
83 : *Mantidactylus femoralis*
89 : *Mantidactylus aerumnalis*
90 : *Mantidactylus ulcerosus*
91 : *Mantidactylus betsileanus*
92 : *Mantidactylus curtus*
93 : *Mantidactylus biporus*
94 : *Mantidactylus alutus*
96 : *Mantidactylus madecassus*
105 : *Boophis goudoti*
108 : *Boophis untersteini*
109 : *Boophis madagascariensis*
122 : *Boophis microtympanum*
124 : *Boophis laurenti*
133 : *Aglyptodactylus madagascariensis*

2.1.5. — *R.N.I. n° 6, de Lokobe.* (R-33).
(740 ha ; végétation insulaire de basse altitude du domaine du Sambirano).

27 : *Platypelis milloti*
36 : *Stumpffia psologlossa*
83 : *Mantidactylus femoralis*
90 : *Mantidactylus ulcerosus*
101 : *Mantella betsileo*

2.1.6. — *R.N.I. n° 7, de l'Ankarafantsika* (N-40).
(60.520 ha ; forêt tropophile occidentale de basse altitude, sur sol arénacé).

3 : *Scaphiophryne calcarata*
9 : *Dyscophus insularis*
36 : *Stumpffia psologlossa*
39 : *Heterixalus betsileo*
46 : *Tomopterna labrosa*
57 : *Mantidactylus wittei*
90 : *Mantidactylus ulcerosus*
91 : *Mantidactylus betsileanus*
125 : *Boophis tephraeomystax*
(47 : *Rana tigerina*)

2.1.7. — *R.N.I. n° 8, du Tsingy de Namoroka* (H-I-40-41).
(21.742 ha ; massif karstique calcaire).

3 : *Scaphiophryne calcarata*
57 : *Mantidactylus wittei*
101 : *Mantella betsileo*

2.1.8. — *R.N.I. n° 9, du Tsingy de Bemaraha* (G-46).
(152.000 ha ; forêt tropophile occidentale de basse altitude : 200-400 m, sur calcaires karstiques ou "tsingy).

3 : *Scaphiophryne calcarata*
77 : *Mantidactylus granulatus*
79 : *Mantidactylus luteus*
90 : *Mantidactylus ulcerosus*
93 : *Mantidactylus biporus*

Source : MNHN, Paris

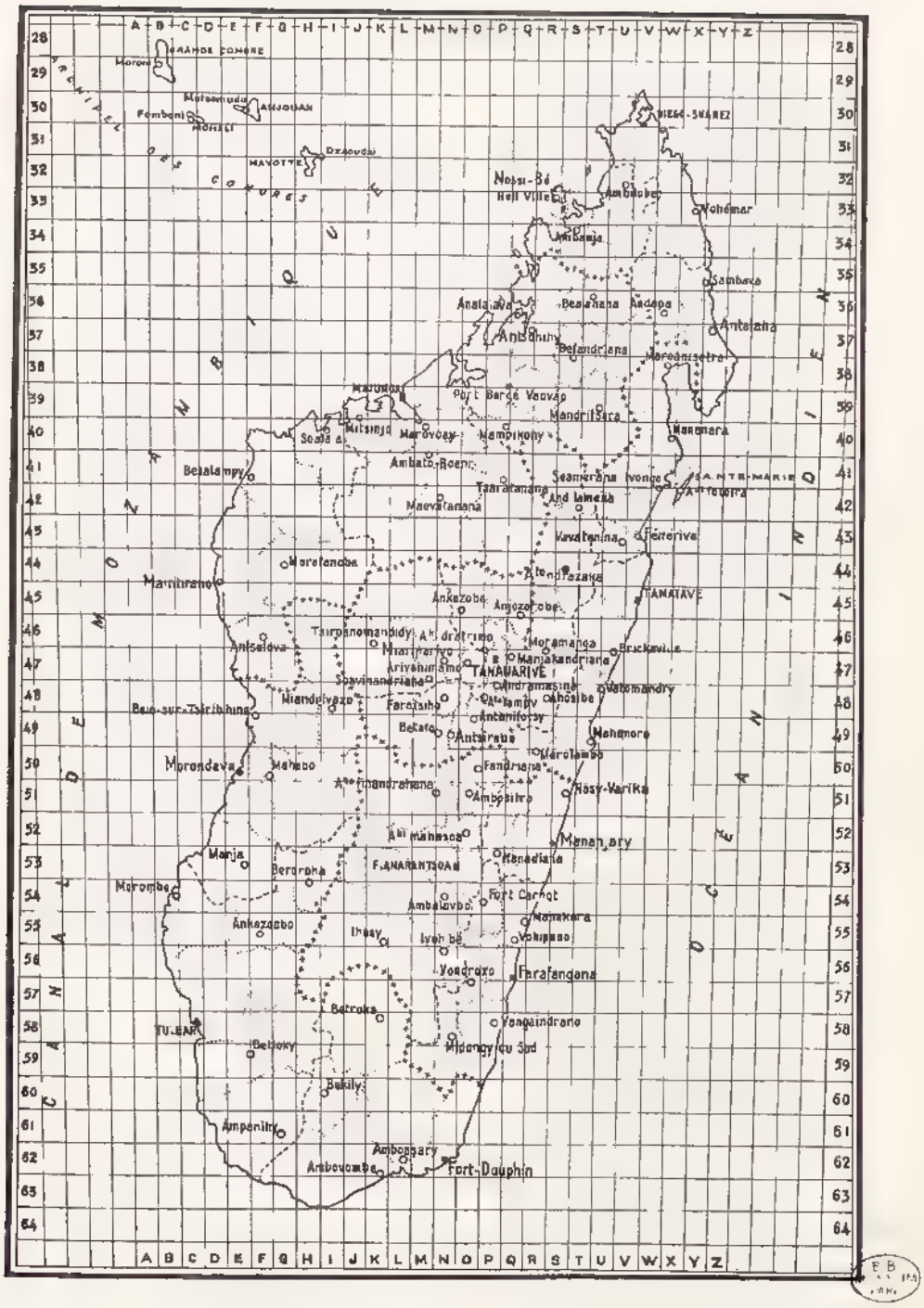


Fig. 161 : Grille de repérage des stations.

Source : MNHN, Paris

2.1.9. — *R.N.I. n° 10, du Tsimanampetsotsa* (C-60).
(43.200 ha ; fourrés xérophiles méridionaux de basse altitude).

4 : *Scaphiophryne brevis*
9 : *Dyscophus insularis*
46 : *Tomopterna labrosa*

2.1.10. — *R.N.I. n° 11, d'Andohahela* (M-62).
(76.020 ha en trois parcelles ; fourrés méridionaux, forêts orientales et formations intermédiaires de type pentes occidentales, à des altitudes variant entre 120 et 1 956 m).

33 : *Anodonthyla montana*
61 : *Mantidactylus guibei*
66 : *Mantidactylus albolineatus*
73 : *Mantidactylus webbi*
87 : *Mantidactylus albofrenatus*
106 : *Boophis hyloides*
131 : *Boophis microtis*
133 : *Aglyptodactylus madagascariensis*

2.1.11. — *R.N.I. n° 12, du Marojezy* (V-35).
(60.150 ha ; forêts ombrophiles orientales et fourré montagnard entre 120 m et 2 133 m).

9 : *Dyscophus insularis*
11 : *Plethodontohyla serratopalpebrosa*
12 : *Plethodontohyla minuta*
21 : *Plethodontohyla notosticta*
22 : *Platypelis tuberifera*
24 : *Platypelis grandis*
25 : *Platypelis pollicaris*
32 : *Anodonthyla boulengeri*
36 : *Stumpffia psologlossa*
37 : *Stumpffia grandis*
38 : *Stumpffia tridactyla*
39 : *Heterixalus betsileo*
49 : *Laurentomantis horrida*
63 : *Mantidactylus liber*
64 : *Mantidactylus pulcher*
65 : *Mantidactylus bicalcaratus*
66 : *Mantidactylus albolineatus*
67 : *Mantidactylus punctatus*
70 : *Mantidactylus redimitus*
71 : *Mantidactylus pseudoasper*
72 : *Mantidactylus klemmeri*
78 : *Mantidactylus pliciferus*
79 : *Mantidactylus luteus*
80 : *Mantidactylus asper*
81 : *Mantidactylus spiniferus*
82 : *Mantidactylus lugubris*
83 : *Mantidactylus femoralis*
85 : *Mantidactylus majori*
87 : *Mantidactylus albofrenatus*
92 : *Mantidactylus curtus*
97 : *Mantidactylus guttulatus*
98 : *Mantidactylus grandidieri*
104 : *Mantella madagascariensis*
109 : *Boophis madagascariensis*
115 : *Boophis luteus*

2.1.12. — *Parc national de l'Isalo* (H-57).
(81.540 ha ; formations occidentales, sur grès ruiniformes).

46 : *Tomopterna labrosa*
91 : *Mantidactylus betsileanus*

2.1.13. — *Parc national de la Montagne d'Ambre* (U-V-31).
(18.200 ha ; forêt ombrophile orientale, entre 1 000 et 1 500 m).

10 : *Plethodontohyla laevipes*
30 : *Cophyla phyllodactyla*
36 : *Stumpffia psologlossa*
77 : *Mantidactylus granulatus*
79 : *Mantidactylus luteus*
80 : *Mantidactylus asper*
83 : *Mantidactylus femoralis*
90 : *Mantidactylus ulcerosus*
91 : *Mantidactylus betsileanus*
92 : *Mantidactylus curtus*
105 : *Boophis goudoti*

Source : MNHN, Paris

109 : *Boophis madagascariensis*
113 : *Boophis majori*
133 : *Aglyptodactylus madagascariensis*

2.1.14. — *Réserve de faune de Périnet-Analamazaotra* (S-47).
(810 ha ; 1970 ; forêt ombrophile orientale de moyenne altitude).

5 : *Scaphiophryne marmorata*
6 : *Paradoxophyla palmata*
13 : *Plethodontohyla bipunctata*
21 : *Plethodontohyla notosticta*
22 : *Platypelis tuberifera*
24 : *Platypelis grandis*
25 : *Platypelis pollicaris*
29 : *Platypelis barbouri*
32 : *Anodonthyla boulengeri*
38 : *Stumpffia tridactyla*
39 : *Heterixalus betsileo*
49 : *Laurentomantis horrida*
54 : *Mantidactylus depressiceps*
55 : *Mantidactylus tornieri*
60 : *Mantidactylus blommersae*
63 : *Mantidactylus liber*
64 : *Mantidactylus pulcher*
65 : *Mantidactylus bicalcaratus*
66 : *Mantidactylus albolineatus*
68 *Mantidactylus flavobrunneus*
69 : *Mantidactylus aglavei*
70 : *Mantidactylus redimitus*
75 : *Mantidactylus eiselti*
80 : *Mantidactylus asper*
82 : *Mantidactylus lugubris*
83 : *Mantidactylus femoralis*
84 : *Mantidactylus mocquardi*
85 : *Mantidactylus majori*
88 : *Mantidactylus opiparis*
91 : *Mantidactylus betsileanus*
92 : *Mantidactylus curtus*
93 : *Mantidactylus biporus*
97 : *Mantidactylus guttulatus*
98 : *Mantidactylus grandidieri*
100 : *Mantella aurantiaca*
104 : *Mantella madagascariensis*
105 : *Boophis goudoti*
108 : *Boophis untersteini*
109 : *Boophis madagascariensis*
110 : *Boophis reticulatus*
112 : *Boophis difficilis*
114 : *Boophis miniatus*
115 : *Boophis luteus*
118 : *Boophis rappiodes*
119 : *Boophis viridis*
120 : *Boophis erythrodactylus*
126 : *Boophis granulosus*
127 : *Boophis idae*
128 : *Boophis hillenii*
132 : *Boophis pauliani*
133 : *Aglyptodactylus madagascariensis*

2.1.15. — *Réserve de faune d'Ambohitantely* (O-45).
(Forêts denses orientales d'altitude).

25 : *Platypelis pollicaris*
42 : *Heterixalus rutenbergi*
63 : *Mantidactylus liber*
78 : *Mantidactylus pliciferus*
83 : *Mantidactylus femoralis*
88 : *Mantidactylus opiparis*
89 : *Mantidactylus aerumnalis*
92 : *Mantidactylus curtus*

2.1.16. — *Réserve spéciale de Nosy Mangabe* (W-38).
(520 ha ; 1965 ; forêt insulaire, dense ombrophile de basse altitude).

20 : *Plethodontohyla ocellata*
24 : *Platypelis grandis*
36 : *Stumpffia psologlossa*
38 : *Stumpffia tridactyla*
64 : *Mantidactylus pulcher*
73 : *Mantidactylus webbi*
93 : *Mantidactylus biporus*
101 : *Mantella betsileo*
102 : *Mantella laevigata*
130 : *Boophis leucomaculatus*

2.1.17. — *Réserve spéciale du Manongarivo* (S-34).
(35.250 ha ; 1956 ; forêt ombrophile du domaine du Sambirano).

3 : *Scaphiophryne calcarata*
57 : *Mantidactylus wittei*
74 : *Mantidactylus boulengeri*
90 : *Mantidactylus ulcerosus*

La faune des Amphibiens y reste particulièrement mal connue.

Source : MNHN, Paris

2.1.18. — *Réserve spéciale du Pic d'Ivohibe* (N-56).
(3 450 ha ; 1964 ; forêt ombrophile d'altitude et fourrés de montagne, jusqu'à 2 069 m).

24 : *Platypelis grandis*
52 : *Mantidactylus elegans*
56 : *Mantidactylus argenteus*
62 : *Mantidactylus bertini*
76 : *Mantidactylus decaryi*
79 : *Mantidactylus luteus*
81 : *Mantidactylus spiniferus*
82 : *Mantidactylus lugubris*
83 : *Mantidactylus femoralis*
84 : *Mantidactylus mocquardi*
85 : *Mantidactylus majori*
88 : *Mantidactylus opiparis*
93 : *Mantidactylus biporus*
104 : *Mantella madagascariensis*
127 : *Boophis idae*
133 : *Aglyptodactylus madagascariensis*

2.1.19. — *Réserve spéciale du Cap Sainte Marie* (H-63).
(1 750 ha ; 1962 ; fourré xérophile méridional de basse altitude).

4 : *Scaphiophryne brevis*
77 : *Mantidactylus granulatus*

2.1.20. — *Station forestière d'Ampijoroa* (N-40).
(Forêt tropophile occidentale de basse altitude).

3 : *Scaphiophryne calcarata*
9 : *Dyscophus insularis*
39 : *Heterixalus betsileo*
46 : *Tomopterna labrosa*
57 : *Mantidactylus wittei*
90 : *Mantidactylus ulcerosus*
125 : *Boophis tephraeomystax*
(47 : *Rana tigerina*)

2.1.21. — *Station forestière de Manjakatompo* (O-48).
(Forêts denses orientales, ombrophile et sclérophylle de montagne, fourrés d'altitude et pseudo-steppes jusqu'au point culminant, le Tsiafajavona : 2 642 m).

2 : *Scaphiophryne pustulosa*
16 : *Plethodontohyla tuberata*
39 : *Heterixalus betsileo*
59 : *Mantidactylus domerguei*
74 : *Mantidactylus boulengeri*
82 : *Mantidactylus lugubris*
88 : *Mantidactylus opiparis*
89 : *Mantidactylus aerumnalis*
92 : *Mantidactylus curtus*
94 : *Mantidactylus alutus*
95 : *Mantidactylus ambohimitombi*
96 : *Mantidactylus madecassus*
105 : *Boophis goudoti*
115 : *Boophis luteus*
120 : *Boophis erythrodactylus*
121 : *Boophis mandraka*
122 : *Boophis microtympanum*
123 : *Boophis williamsi*

2.1.22. — *Station forestière d'Antsampandrano* (O-48).
(Forêt dense orientale ombrophile de montagne).

83 : *Mantidactylus femoralis*
92 : *Mantidactylus curtus*
104 : *Mantella madagascariensis*
105 : *Boophis goudoti*

2.1.23. — *Station forestière d'Angavokely* (Q-47).
(Forêt dense orientale de montagne).

16 : *Plethodontohyla tuberata*
39 : *Heterixalus betsileo*
89 : *Mantidactylus aerumnalis*
92 : *Mantidactylus curtus*
94 : *Mantidactylus alutus*
105 : *Boophis goudoti*
111 : *Boophis rhodoscelis*

2.1.24. — *Station forestière d'Ivoloina* (V-45).
(créée en 1898 ; 12 km au Nord de Tamatave).

Source : MNHN, Paris

21 : *Plethodontohyla notosticta*
22 : *Platypelis tuberifera*
32 : *Anodonthyla boulengeri*
43 : *Heterixalus tricolor*
49 : *Laurentomantis horrida*
63 : *Mantidactylus liber*
65 : *Mantidactylus bicalcaratus*
68 : *Mantidactylus flavobrunneus*
85 : *Mantidactylus majori*
91 : *Mantidactylus betsileanus*
125 : *Boophis tephraeomystax*

2.1.25. — *Station forestière de Mandena* (N-62).

4 : *Scaphiophryne brevis*
17 : *Plethodontohyla alluaudi*
24 : *Platypelis grandis*
40 : *Heterixalus boettgeri*
43 : *Heterixalus tricolor*
46 : *Tomopterna labrosa*
67 : *Mantidactylus punctatus*
88 : *Mantidactylus opiparis*
103 : *Mantella cowani*
133 : *Aglyptodactylus madagascariensis*

Il est à signaler que dans beaucoup de ces aires protégées, et notamment au voisinage des points de présence humaine, *Ptychadena mascareniensis* s'est plus ou moins largement implantée.

Dans l'ensemble des 25 périmètres recensés ci-dessus, un total de 113 espèces bénéficient d'une protection légale, soit 85 % de la faune endémique totale. Le tableau 20 recense les 20 espèces non incluses Il reste, néanmoins, que l'attention des naturalistes doit être attirée sur l'existence d'espèces dont la survie doit être, à divers titres, considérée comme précaire.

TABLEAU 20. — Espèces non incluses dans les périmètres protégés.

7 : *Dyscophus antongili*
8 : *Dyscophus guineti*
15 : *Plethodontohyla inguinalis*
18 : *Plethodontohyla brevipes*
28 : *Platypelis cowani*
31 : *Rhombophryne testudo*
34 : *Anodonthyla rouxae*
35 : *Madecassophryne truebae*
41 : *Heterixalus madagascariensis*
44 : *Heterixalus nossibeensis*
45 : *Heterixalus alboguttatus*
50 : *Laurentomantis malagasia*
51 : *Laurentomantis ventrimaculata*
58 : *Mantidactylus grandisonae*
86 : *Mantidactylus species*
99 : *Mantidactylus microtympanum*
107 : *Boophis callichromus*
116 : *Boophis albilabris*
117 : *Boophis species*
129 : *Boophis opisthodon*

2.2. — **Espèces sensibles.**

2.2.1. — *Espèces connues par un petit nombre de spécimens et non retrouvées dans la nature.* Les 12 espèces suivantes ne sont connues que par le ou les types.

10 : *Plethodontohyla laevipes*
11 : *Plethodontohyla serratopalpebrosa*
14 : *Plethodontohyla guentherpetersi*
18 : *Plethodontohyla brevipes*
19 : *Plethodontohyla coudreaui*
23 : *Platypelis alticola*
26 : *Platypelis tsaratananaensis*
28 : *Platypelis cowani*
51 : *Laurentomantis ventrimaculata*
107 : *Boophis callichromus*
119 : *Boophis viridis*
130 : *Boophis leucomaculatus*

2.2.2. — *Espèces à aire de distribution restreinte.*

34 : *Anodonthyla rouxae*
35 : *Madecassophryne truebae*
37 : *Strumpffia grandis*
44 : *Heterixalus nossibeensis*
100 : *Mantella aurantiaca*

2.3. — **Gestion des espèces d'intérêt économique.** L'existence d'espèces exploitables à des fins commerciales est susceptible de renforcer l'intérêt scientifique de la

Source : MNHN, Paris

faune des Grenouilles dans son ensemble. A Madagascar, l'intérêt économique des Amphibiens se limite à l'alimentation et à la terrariophilie. Rien n'est connu sur l'intérêt pharmacologique éventuel d'espèces de *Mantella* en particulier.

Les dispositions légales en cours limitent le développement des élevages en captivité. Des espèces sensibles comme *Mantella aurantiaca* devraient être l'objet d'une vigilance particulière et sa commercialisation, limitée strictement aux individus issus d'élevages. Bien d'autres espèces seraient susceptibles de constituer un matériel biologique d'un grand attrait et beaucoup d'observations sur leur comportement et leur développement en seraient attendues.

L'utilisation alimentaire des grandes espèces risque de conduire, sinon à la mise en danger de leur survie, du moins à l'éradication de nombreuses populations. Une réglementation minimale géographique des collectes devrait prendre en compte les effectifs résiduels, les modalités de la reproduction et les conditions de maintien des biotopes au cours des diverses étapes du cycle de développement. Les données écologiques actuelles sont insuffisantes.

Rana tigerina ayant été introduite, elle pourrait, en partie au moins, relayer l'exploitation abusive des espèces proprement malgaches. Ainsi, le Bengladesh a exporté, en 1981, plus de 1 300 tonnes de cuisses de cette espèce pour une valeur commerciale de près de 4 millions de dollars U.S. (Anon., 1984).

Source : MNHN, Paris

Conclusions

CRITIQUE DES CONNAISSANCES ET QUELQUES ORIENTATIONS DE RECHERCHE

Nous achèverons ce travail sur les Amphibiens de Madagascar par une rapide critique de nos connaissances afin de souligner leurs imperfections majeures et de suggérer quelques orientations de recherches qui nous paraissent essentielles, voire urgentes. Un but ultime, particulièrement aigu dans ce pays, est la préservation de la faune des Grenouilles. L'approche biogéographique développée ici, qui prend en compte chaque espèce dans l'ensemble de son aire de distribution, son habitat et ses mœurs, ses potentialités évolutives et ses rapports avec les autres composantes du peuplement, nous paraît particulièrement apte à l'élaboration des mesures nécessaires à cette protection.

1. — Critique des connaissances.

Elles concernent trois domaines : inventaires, systématique et biologie *sensu lato*, dont les insuffisances se combinent pour limiter la fiabilité de l'esquisse zoogéographique que nous avons tentée.

1.1. — **Inventaires.** Nous avons souligné que la découverte récente, par les auteurs, de 25 espèces nouvelles, y compris dans des stations aussi souvent visitées que Périnet, démontre sans ambiguïté, que le recensement spécifique des Amphibiens reste inachevé. L'examen des collections actuelles pourrait certes apporter encore quelques formes inédites mais, si les herpétologistes s'en donnent les moyens, les investigations de terrain mériteraient d'être poursuivies avec l'accord des Autorités malgaches.

Toutefois, nul ne saura jamais de combien d'espèces la faune malgache des Amphibiens contemporaine était constituée, avant la destruction récente de 80 à 90 % des formations sylvicoles. Rappelons, ici, que l'examen sur photographies aériennes (évaluations de Guichon, 1960) sous-estime beaucoup les déprédations du bétail qui erre librement assez loin sous couvert forestier, sans que la canopée en soit affectée pendant longtemps.

L'impact de l'homme sur la faune des Amphibiens fut inégal. Les forêts orientales, combustibles seulement après abattage et relativement les mieux conservées, sont aussi celles qui, de loin et sans conteste, présentent la plus grande richesse spécifique potentielle en Amphibiens. Dès la fin du 19e siècle, le Révérend R. Baron, botaniste, signale que la moitié des forêts de basse altitude avait disparu , la poursuite du processus explique que plusieurs espèces connues par le type n'aient pas été retrouvées (voir chapitre 5). La destruction totale de leur habitat laisse penser que leur extinction est probable.

Aux autres altitudes, les disparitions sont surtout le fait d'espèces à distribution restreinte, caractère qui devient plus accusé sur les massifs montagneux. Les fourrés éricoïdes, inflammables, des régions d'altitude, sont largement détruits et la forte

Source : MNHN, Paris

spéciation qui les a marqués (voir tableau 9) laisse mal augurer de la survie de l'ensemble des espèces.

Le domaine occidental fut le plus ravagé, mais les conditions climatiques y sont moins favorables à l'acquisition d'une richesse spécifique élevée. Les formations résiduelles abritent des espèces à large distribution et l'originalité de ce domaine est faible. Les secteurs les plus mal connus, les plus dévastés, susceptibles, sous l'influence de l'altitude, d'avoir abrité des formes aujourd'hui disparues, sont les pentes occidentales, maintenant largement savanisées.

La grande pauvreté du domaine méridional est certainement réelle.

La faiblesse numérique des Amphibiens savanicoles, surprenante par comparaison avec l'Afrique, est en corrélation directe avec la brutalité et la contemporanéité du processus de destruction de la forêt originelle climacique.

Il est à noter que les aménagements anthropiques des milieux naturels sont néfastes aux Amphibiens endémiques, ne serait-ce que parce qu'ils favorisent l'implantation et la démographie de *Ptychadena mascareniensis*. Enfin, les reboisements faits d'essences étrangères, Pins, Eucalyptus, ..., sont dépourvus d'Amphibiens. Même les recrus forestiers secondaires ou "savoka", fortement modifiés dans leur composition faunistique, n'abritent qu'une faune très apauvrie.

1.2. — **Systématique.** A tous les niveaux de la taxonomie, les insuffisances de la systématique sont flagrantes. Nous avons récapitulé page 347, les multiples modifications aux niveaux élémentaires introduites dans cet ouvrage par rapport à la faune publiée, en 1978, par Guibé. Nous avons conscience qu'elles ne sont pas encore, le plus souvent, étayées par les arguments morphologiques, ou d'ordre cytogénétique, comportemental, ..., souhaitables.

Aux niveaux familial et suprafamilial, nous avons (chapitre 1), rapporté les principaux remaniements introduits par Laurent (1943, 1946, 1951) ; Guibé (1956) ; Griffiths (1963) ; Liem (1970) ; Savage (1973) ; Lynch (1973).

Nous attirerons l'attention sur l'usage parfois fallacieux des arguments d'ordre zoogéographique, notamment pour la delimitation de la sous-famille des Dyscophinae.

1.3. — **Caractéristiques biologiques.** Alors que l'inventaire, en cours depuis 150 ans, est encore incomplet, les études biologiques sur le terrain, bien plus complexes, ne sont guère abordées que depuis une vingtaine d'années, notamment par Arnoult, Razarihelisoa et Blommers-Schlosser. Pour environ la moitié des espèces, nos connaissances sont très sommaires, voire nulles ; la biologie de celles représentées seulement par les types restera, sans doute, à jamais inconnue, hormis un heureux hasard

Nos propres investigations ont aussi, pour quelques espèces, apporté des extensions importantes de leurs aires de distribution Nous avons signalé que peu d'Amphibiens endémiques à Madagascar subsistent en milieux anthropisés (tel *Scaphiophryne brevis* dans le Sud) et que les formations secondaires n'ont qu'une faune réduite. Les forêts en bon état de conservation ne subsistent plus qu'à l'état de lambeaux, parfois encore assez vastes mais inégalement répartis : la déforestation des zones côtières orientales et des pentes occidentales est presque complète.

En tout état de cause, l'extrême diversité des milieux naturels à Madagascar, corrélative d'une grande variabilité dans la composition des peuplements, permet, par avance, de réfuter toute portee générale à des études ponctuelles sur telle ou telle communauté d'Amphibiens, prétention pourtant fréquente des écologistes.

Source : MNHN, Paris

2. — Quelques orientations de recherche.

Dans les perspectives de cet ouvrage, les orientations de recherche qui nous paraissent devoir être privilégiées sont celles qui visent à la conservation de ce patrimoine naturel original et celles qui, tout en lui conférant un intérêt supplémentaire, permettraient à cette faune insulaire d'apporter une contribution à l'étude de quelques-unes des grandes questions scientifiques de notre temps.

2.1. — **Conservation.** L'acuité de ce problème majeur, directement lié à la disparition des forêts à des fins d'exploitation sylvicole et, surtout, le développement des périmètres agricoles (défrichements !), a été souvent affirmée depuis des décennies. Mais la sensibilisation des pouvoirs publics et des populations rurales est œuvre de longue haleine.

L'intérêt suscité par les Amphibiens est limité par leur faible utilité économique Aucun interdit ou "fady" ne les protège et l'introduction de Poissons carnivores ou oophages est une menace potentielle pour nombre d'entre eux.

La limitation des échantillonnages ne se justifie que pour les espèces menacées et celle des recherches scientifiques ne fait que prolonger la méconnaissance de l'originalité et de la richesse de la faune malgache des Amphibiens, interdisant le développement d'un tourisme cultivé et d'une information généralisée.

La poursuite des inventaires se justifie par la nécessité de recenser dans les meilleurs délais tous les vestiges de la faune contemporaine. Il sera alors possible d'élaborer des mesures conservatoires pour les espèces sensibles non englobées dans les périmètres légalement protégés, afin de proposer des compléments à la liste des Réserves de faune pour une protection *in situ*. Des observations biologiques sur les espèces menacées, à très faibles effectifs résiduels, sont indispensables pour mettre au point des projets de conservation particuliers : élevages, transferts, ...

2.2. — **Recherches fondamentales.** Elles s'articulent autour de deux axes principaux : l'évolution et la biologie.

2.2.1. — *Evolution.* La différenciation, dans un contexte d'isolement insulaire et à partir d'un très petit nombre de taxa originels, d'une faune caractérisée par sa richesse spécifique, pose de très intéressants problèmes en biosystématique et en zoogéographie.

2.2.1.1. — Groupes archaïques. La conservation à Madagascar de taxa primitifs, mégaendémiques, comme les Scaphiophryninae et le g. *Dyscophus* dans la famille des Microhylidae, les genres *Boophis* et *Aglyptodactylus* dans la famille des Rhacophoridae, les Mantellidae dans la super-famille des Ranoidea, permettent de poursuivre de précieuses observations sur les caryotypes, les sonagrammes, le comportement reproducteur, le développement, en complément des études morphologiques et ostéologiques, pour la compréhension de l'évolution de l'ensemble de ces phylums. Rappelons la découverte récente d'une denture minuscule, par coupes histologiques chez le têtard de *Dyscophus* dûe à Blommers-Schlösser (1980) et au scanning chez celui de *Scaphiophryne* (= *Pseudohemisus*) par Wassersug (1984), complétant les arguments de Blommers-Schlösser (1975) pour l'inclusion des deux genres asiatiques *Caluella* et *Colpoglossus* dans la sous-famille des Dyscophinae et non des Asterophryninae comme l'avait proposé Savage (1973).

2.2.1.2. — Espèces jumelles. L'existence d'actives cladogenèses a produit, dans les deux genres les plus diversifiés, des couples d'espèces jumelles parmi lesquelles,

Source : MNHN, Paris

dans le g. *Boophis*, *B. erythrodactylus* - *B. mandraka*, *B. idae* - *B. hillenii*, et, dans le g. *Mantidactylus*, *M. depressiceps* - *M. tornieri*.

Cette liste, certainement incomplète car hors de portée des muséologues, atteste de l'intérêt des études biologiques, sur le terrain et en terrarium, pour compléter l'inventaire des Amphibiens.

2.2.1.3. — Vicariances Est-Ouest. A l'exception du g. *Tomopterna*, représenté à Madagascar par l'unique espèce endémique de Raninae, tous les genres ou groupes d'espèces présents dans l'Ouest le sont aussi dans l'Est (voir tableau 12). Rappelons que nous avons émis des réserves sur le caractère "occidental" de la distribution de *Boophis callichromus*. Les vicariances Est-Ouest sont donc limitées aux niveaux interspécifique ou intraspécifique.

(*a*) Vicariances interspécifiques. Elles ne concernent que les deux groupes d'espèces suivants, notés dans l'ordre Ouest-Est : *Scaphiophryne calcarata* - *S. marmorata*, *Dyscophus insularis* - *D. antongili* et *D. guineti*.

L'existence de vicariances de rang spécifique entre l'Est et l'Ouest a été mise en évidence dans de nombreux groupes zoologiques par Paulian (1961).

(*b*) Vicariances intraspécifiques. Seize espèces ont une distribution qui chevauche les domaines oriental et occidental. Les modifications climatiques et, plus récemment, anthropiques (voir chapitre 5) les ont le plus souvent dissociées en une série de populations isolées. Les données relatives à une éventuelle différenciation, consécutive à l'interruption du flux génique, sont exceptionnelles. Signalons, notamment, la découverte de caryotypes différents entre les populations orientales et occidentales de *Boophis tephraeomystax* (Blommers-Schlösser, 1978). Signalons, aussi, que plusieurs espèces, dont *Dyscophus insularis*, *Stumpffia psologlossa*, ont une aire de distribution englobant une partie du domaine occidental et, dans le domaine oriental, le Massif du Marojezy. Il est vraisemblable que cette limitation n'est due qu'à une connaissance relativement meilleure de ce massif où, l'un de nous a réalisé deux missions exploratoires, en 1969 et en 1972.

Ces vicariances ne sont que l'un des aspects, parmi les plus aisés à mettre en évidence, de la variabilité morphologique des taxa, corrélative elle-même de l'influence de facteurs de l'environnement différents.

2.2.1.4. — Variabilité morphologique. Comme les espèces végétales (Koechlin *et al.*, 1974), les Amphibiens paraissent, d'après nos observations encore trop fragmentaires, pouvoir être classés en 5 catégories en fonction de leur variabilité. Ceci traduit la généralité, chez les êtres vivants, de l'expression des phénomènes de différenciation observés à Madagascar.

(*a*) Espèces à large répartition, invariables dans toute l'étendue de leur aire : *Mantidactylus betsileanus*, *Boophis madagascariensis*,...

(*b*) Espèces à large répartition, à variation régulière (gradient) : *Mantidactylus luteus*.

(*c*) Espèces à large répartition, formées d'un ensemble discontinu de populations fixes et constantes.

(*d*) Espèces invariables, ou peu variables, avec sur les limites de leur aire des populations fixées : *Mantella madagascariensis* (avec la réserve que sa variabilité interpopulationnelle est élevée).

(*e*) Espèces à aires réduites et à caractères fixés et constants : *Mantella aurantiaca*, *Boophis laurenti*,...

Source : MNHN, Paris

2.2.1.5. — Facteurs du milieu. Si les mécanismes responsables des phénomènes de spéciation nous restent à peu près totalement inconnus, les facteurs abiotiques et biotiques suivants ont dû favoriser l'intense diversification de la faune des Amphibiens, comme, d'ailleurs, de beaucoup d'autres taxa animaux et végétaux.

(a) Le découpage bioclimatique en trois domaines avec, en particulier, l'opposition pluviométrique des versants au-vent et sous-le-vent, particulièrement accusée dans le Sud au niveau de la faille pluviométrique de Fort-Dauphin, plus graduelle dans le Nord-Ouest, où la durée de la saison sèche acquiert plus d'importance que les totaux pluviométriques annuels.

Le g. *Scaphiophryne* en est un bon exemple. Nous avons signalé l'existence d'enclaves qui acquièrent, ici, toute leur signification.

Il est intéressant de noter que la réduction de la pluviométrie, liée à l'extension d'une saison sèche, a, sur la richesse de la faune des Amphibiens, un effet négatif plus marqué que la saisonnalité thermique des hautes altitudes et des montagnes.

(*b*) Les divers gradients induits par l'altitude, responsables de la différenciation de caténas au long desquelles les espèces se remplacent progressivement : *Mantidactylus* des gr. *aerumnalis* et *ulcerosus*.

(*c*) Le compartimentage relatif des massifs qui, bien que reliés par une longue dorsale, ont favorisé la différenciation de nombreux taxa de rang spécifique ou générique, endémiques souvent sur chacun des plus élevés (voir tableau 10).

(*d*) Les variations climatiques qui ont pu entraîner le morcellement des formations arborescentes.

Nous avons recherché en comparant les aires de distribution, l'existence éventuelle d'îlots forestiers susceptibles d'avoir servi soit de refuges, soit de centres de spéciation. Nos données sur les aires de répartition restent trop incomplètes, et celles sur les relations interpopulationnelles étant pratiquement inexistantes, pour des conclusions fiables. Tout au plus, avons-nous pu noter les répartitions suivantes :

— Dans l'Est-Betsileo : *Scaphiophryne madagascariensis* qui a colonisé l'Andringitra ; *Heterixalus alboguttatus* ; *Mantidactylus madecassus* qui a gravi l'Ankaratra et l'Andringitra.

— Dans la région de Périnet : *Platypelis barbouri* ; *Mantidactylus aglavei* ; *Boophis granulosus* et *B. pauliani*.

— Dans la région de l'Imerina : *Scaphiophryne pustulosa* qui a peuplé l'Ankaratra ; *Boophis albilabris*.

(*e*) La diversité du couvert végétal : Nous avons traité (chapitre 4, § 1) des différents habitats des Amphibiens au cours du cycle de leur vie.

Rappelons, ici, l'importance des végétaux à phytotelmes et la structure complexe de la forêt dense ombrophile qui a favorisé la différenciation de trois horizons de peuplement pour les adultes :

- Amphibiens des troncs et des phytotelmes : Cophylinae ; Mantellidae (g. *Mantidactylus*)
- Amphibiens des feuilles : Hyperoliidae (g. *Heterixalus*)
- Amphibiens des canopées : Rhacophoridae (g. *Boophis*).

Salthe & Duellman (1973) ont établi chez les Anoures une relation entre l'occupation de milieux originaux et leur petite taille corporelle. Nos observations, à Madagascar, montrent que cette relation n'est pas générale (voir fig. 155) ; elles sont encore insuffisantes pour une étude complète de divers aspects de la reproduction des Amphibiens de la Grande Ile.

Source : MNHN, Paris

(*f*) L'existence d'un relief très accusé, dans le domaine oriental surtout, d'où découle une grande diversité de milieux aquatiques en fonction de la vitesse du courant et du débit des cours d'eau. Nous avons vu leur importance pour les têtards mais aussi pour les pontes et les adultes. Cette évolution dans l'occupation des habitats est l'expression d'une évolution des comportements.

2.2.1 6. — Evolution éthologique. Nous nous limiterons, ici, à rappeler les deux aspects suivants :

(*a*) Une convergence pour l'occupation secondaire du milieu aquatique par des espèces à l'origine arboricoles ou terrestres.

Nos observations, à Madagascar, corroborent celles de Duellman (1978 : 290) à Santa Cecilia, en Equateur amazonien, où les espèces à reproduction aquatique sont seules présentes dans les environnements saisonniers extrêmes. Mais nous sommes en totale contradiction avec cet auteur quand il affirme que ce mode est primitif : "only the primitive Mode 1 is found in frogs inhabiting extremes of seasonal environments". Dans le domaine méridional, le caractère extrême de la saisonnalité est tout autant marqué par la longueur de la saison sèche que par son imprévisibilité.

Notre conception de l'évolution du peuplement en Amphibiens de Madagascar nous conduit à restreindre aux seuls Cophylinae l'hypothèse du développement de l'arboricolie chez des espèces qui se sont affranchies ainsi des fluctuations du niveau des eaux libres.

Enfin, le concept de "fouisseur arboricole" ne peut s'appliquer à l'ensemble des espèces utilisant les cavités des arbres et les phytotelmes (Razarihelisoa, 1979), car, à une exception près, *Platypelis grandis*, ces deux habitats arboricoles sont utilisés par des espèces nettement différentes, à la fois par leur position systématique et par leurs colorations.

(*b*) Un comportement spécialisé, avec acquisition de soins parentaux (paternels), corrélatif du développement d'un comportement territorial marqué, notamment, par des chants, s'est développé dans quelques lignées de Microhylidae, dont les Cophylinae endémiques à Madagascar, et de Mantellidae (*Mantidactylus eiselti* et *M. asper*).

S'il n'est pas douteux que les phénomènes de spéciation demeurent actifs, favorisés par les modifications anthropiques des milieux naturels, il faut néanmoins noter la non différenciation d'Amphibiens savanicoles consécutive aux déforestations étendues intervenues au cours des siècles passés.

Ceci pose le problème des modalités de l'évolution.

2.2.1.7. — Modalités de l'évolution. Un milieu insulaire, isolé par des barrières océaniques très difficiles à violer par les Amphibiens et tardivement peuplé par l'homme, est éminemment favorable pour estimer les vitesses d'évolution. Les progrès, dans ce domaine, sont corrélatifs d'une meilleure connaissance, à la fois, du peuplement en Amphibiens et des repères paléoclimatiques encore relativement incertains à Madagascar.

Concernant les Amphibiens, objet de cet ouvrage, nous pensons avoir préparé la mise en place des principaux éléments fondamentaux de réflexion, tout en mesurant leur précarité.

Source : MNHN, Paris

2.2.2. — *Biologie.* Un aspect particulièrement attrayant est l'organisation des peuplements. Nous avons souligné la richesse spécifique de quelques communautés et la pulvérisation des niches qui en résulte. Il est certain que la diversité floristique des forêts denses tropicales est un facteur favorable. Mais il est non moins vrai que la même espèce, voire le même pied, de *Pandanus* en particulier, abrite plusieurs espèces d'Amphibiens.

Les problèmes d'alimentation n'ont été qu'évoqués. Tout au plus, sait-on que les Cophylinae sont plutôt myrmécophages, tandis que les Mantellidae sont plutôt insectivores.

Un autre aspect concerne les espèces à distribution restreinte. Il est, par exemple, difficile de comprendre pourquoi *Mantella aurantiaca* serait limité essentiellement à la zone marécageuse d'Antorotorofotsy, près d'Antaniditra, dans la région de Périnet. Elle y est abondante et ne semble pas, mais aucune étude précise n'a été faite, y être l'objet d'une compétition ou d'une prédation particulière à la périphérie de son aire chorologique ; ses exigences écologiques ne paraissent pas excessives, comme en témoigne le succès de son élevage en captivité (Matz, 1975 ; Audy, 1973) réalisé initialement par Arnoult (1965).

(Rédaction du manuscrit : novembre 1985)

Source : MNHN, Paris

LISTE TAXONOMIQUE POUR LES 39 STATIONS RÉGIONALES

Nous récapitulons, par leur numéro d'ordre, la liste des espèces rattachées à chacune des 39 stations. Voir figure 161.

Ambohimahasoa (O-52) : 1, 5, 15, 18, 25, 28, 32, 39, 45, 46, 54, 64, 76, 78, 80, 82, 83, 91, 92, 95, 97, 101, 103, 104, 105, 109, 111, 113, 115, 122, 127, 133.

Ambohitantely (O-45) . 17, 25, 42, 53, 63, 66, 67, 78, 83, 88, 89, 92, 95, 108, 109, 111, 115.

Andohahela (M-62) : 33, 61, 66, 73, 87, 101, 106, 131, 133.

Andrangoloaka (Q-R-46-47) : 2, 39, 42, 54, 63, 88, 89, 92, 94, 105, 111, 116, 122, 127.

Andringitra (N-55) : 1, 13, 21, 33, 43, 52, 59, 70, 74, 76, 78, 79, 81, 82, 83, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 96, 105, 108, 109, 122, 124, 133.

Anjozorobe (Q-45) : 24, 63, 64, 69, 109.

Ankarafantsika (N-40) : 3, 9, 36, 39, 46, 57, 90, 91, 125.

Ankaratra (N-48) : 2, 16, 39, 59, 74, 83, 88, 89, 92, 94, 95, 96, 104, 105, 113, 115, 120, 121, 122, 123.

Antalaha - Sambava (Y-37-35) : 8, 24, 31, 63, 65, 68, 133.

Antongil (W-38) : 5, 7, 17, 36, 65, 91, 97, 101, 112, 133.

Antsingy - Bemaraha (P-47-G-46) : 3, 77, 79, 88, 90, 92, 93, 120.

Bealanana (T-36) : 27.

Cap Sainte-Marie (H-63) : 4, 77.

Chaînes Anosyennes (N-60) : 5, 6, 8, 10, 15, 16, 17, 32, 34, 35, 52, 53, 58, 60, 61, 62, 66, 70, 72, 74, 75, 76, 78, 79, 81, 82, 83, 85, 88, 90, 93, 98, 99, 104, 109, 113, 115, 121, 131, 133.

Diego Suarez (V-30) : 101.

Extrême-Ouest (E-42 à 46) : 3, 9, 46, 57, 91, 101.

Ifanadiana (P-53) : 21, 32, 45, 54, 60, 63, 74, 79, 82, 88, 93, 97, 98, 104, 109, 127, 128, 133.

Ile Sainte-Marie (W-41-42) : 41, 65, 83, 98, 129.

Isalo (H-57) : 4, 39, 46, 91, 93.

Itremo-Ibity (M-51-N-50) : 16, 39, 42, 46, 63, 80, 83, 89, 92, 94, 104, 105, 109, 110, 122.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Ivohibe (N-56) : 5, 15, 24, 52, 56, 62, 76, 78, 79, 81, 82, 83, 84, 85, 88, 93, 97, 98, 104, 127, 133.

Majunga (L-39) : 3, 39, 43, 46, 57, 101, 125.

Mananjary - Nosy-Varika (S-51-52) : 17, 20, 21, 24, 39, 45, 63, 65, 82, 93.

Mandena (N-62) : 4, 17, 21, 24, 40, 43, 46, 51, 62, 63, 67, 74, 83, 88, 98, 99, 103, 114, 133.

Mandraka - Moramanga (Q-R-47) : 15, 22, 39, 54, 60, 63, 64, 65, 68, 69, 78, 80, 82, 83, 87, 88, 89, 91, 93, 97, 98, 100, 104, 105, 108, 109, 111, 113, 115, 118, 120, 121, 126, 127, 132, 133.

Manongarivo (S-34) : 3, 57, 74, 90.

Marojezy (V-35) : 9, 11, 12, 21, 22, 24, 25, 31, 32, 36, 37, 38, 39, 49, 63, 64, 65, 66, 67, 70, 71, 72, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 85, 87, 92, 97, 98, 104, 109, 113, 115.

Montagne d'Ambre (U-V-31) : 10, 30, 36, 77, 79, 80, 83, 90, 91, 92, 105, 109, 113, 133.

Morondava (E-50) : 3, 4, 9, 46, 101, 125.

Nosy Be (R-32-33) : 27, 30, 31, 36, 43, 44, 49, 57, 77, 83, 90, 91, 101, 104, 109, 125.

Nosy Mangabe (W-38) : 20, 24, 36, 38, 64, 73, 93, 101, 102, 130.

Périnet (S-47) : 5, 6, 13, 21, 22, 24, 25, 29, 32, 38, 39, 49, 54, 55, 60, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 75, 80, 82, 83, 84, 85, 88, 91, 92, 93, 97, 98, 100, 104, 105, 108, 109, 110, 112, 114, 115, 118, 119, 120, 126, 127, 128, 132, 133.

Tamatave (V-45) : 7, 13, 15, 20, 21, 22, 24, 29, 32, 41, 43, 49, 50, 55, 56, 57, 63, 65, 68, 74, 79, 83, 85, 87, 90, 91, 93, 102, 104, 109, 115, 125, 129, 133.

Tananarive (P-47) : 16, 31, 39, 42, 89, 92, 94, 104, 105, 111.

Tsaratanana (U-34) : 12, 14, 23, 25, 26, 52, 53, 77, 78, 90, 91, 93, 105, 133.

Tsimanampetsotsa (C-60) : 4, 9, 46.

Tuléar (C-58) : 3, 4, 46, 125.

Vondrozo (O-56-57) : 74, 76, 88, 93, 97, 120.

Zahamena-Betampona (S-T-43-V-44) : 8, 13, 17, 19, 20, 21, 22, 24, 54, 55, 91, 97, 104, 107, 109, 115, 118.

Source : MNHN, Paris

INDEX ALPHABÉTIQUE DES COLLECTEURS DES SPÉCIMENS SUPPORT DU NOM DES ESPÈCES (*BONA SPECIES* OU SYNONYMES)

Les noms des collecteurs (notamment anciens) pour lesquels, loin des banques de données parisiennes, nous n'avons pas pu avoir de renseignements (¹) sont omis, ainsi que ceux des marchands naturalistes européens.

Les espèces sont indiquées par le numéro d'ordre qu'elles portent dans la partie systématique de cet ouvrage (pages 21 à 346). Les chiffres en *italique* correspondent aux synonymes.

Pour les Français, en fonction ou en mission à Madagascar, la situation donnée est celle qui était la leur au moment de la récolte des spécimens sur le terrain.

Alluaud (Ch.). — Explorateur et naturaliste. Membre associé du Muséum de Paris : 17, 40, *88*, 114.

Baron (Rév. P.). — Missionnaire de la L.M.S. (*London Missionary Society*) : 25, 116.

Blanc (Ch. P.). — Maître-assistant à l'Université de Tananarive : 6, 11, 12, 14, 23, 34, 35, *36*, 37, 38, 58, 59, 61, 66, 71, 72, 81, *92*, *96*, 123, *124*, 131.

Blommers-Schlösser (Mme R. M. A.). — Herpétologiste associée, Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam : 60, 67, 68, 75, 110, 119, 121, 128.

Boivin (L.). — Botaniste, chargé de mission du Muséum de Paris. A herborisé à la Réunion, Madagascar (île Sainte Marie, Nosy Be), aux Comores, aux Seychelles, à Zanzibar et Mombasa : 125.

Bouton (L.). — Botaniste, secrétaire général de la Société des Arts et des Sciences de l'île Maurice : 45.

Catala (R.). — Planteur, naturaliste amateur. Membre correspondant du Muséum de Paris : 51, 62, *83*, 99, *127*.

Chauvin (Herschell). — Marchand naturaliste à Tananarive : 50, 56.

Coudreau (J.). — Conservateur des Eaux et Forêts : 19.

Cowan (Rév. W. D.). — Missionnaire de la L.M.S. (*London Missionary Society*) : 1, 5, 15, 18, 28, 54, 64, 78, 80, *82*, 83, 91, 92, 103, 111, 115, *122*, *127*.

Source : MNHN, Paris

Crossley (A.). — Voyageur et naturaliste, marchand : 109, *125*.

Decary (R.). — Administrateur en chef des Colonies. Membre associé du Muséum de Paris : 76, *93*.

Douliot (H.). — Préparateur au Muséum de Paris, explorateur des régions de Maintirano et de Morondava, mort d'une bilieuse hématurique le 2 juillet 1892 à Nosy Be : *125*.

Ebenau (C.). — Naturaliste amateur, agent de la Compagnie commerciale allemande O'swald à Nosy Be et Tamatave : 30, 31, 101.

Forsyth Major (C. I.). — Mammalogiste anglais ayant collecté dans le Pays Tanala : 53, 85, 113, *115*.

Grandidier (A.). — Naturaliste (suretout mammalogiste et ornithologiste), explorateur de Madagascar. A l'origine de l'importante publication intitulée "Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar" : *97*, 98.

Guibé (J.). — Herpétologiste, sous-directeur de laboratoire au Muséum de Paris : 57, 132.

Heim (R.). — Mycologue, sous directeur de laboratoire au Muséum de Paris : *17*.

Hildebrandt (J. M.). — Voyageur et naturaliste allemand, mort à Tananarive le 29 mai 1881 : *24*, 70, *80*, *89*, *105*, 106, 107, 108, *111*, *122*, *125*, *133*.

Humblot (L.). — Naturaliste amateur, colon à la Grande Comore : 98.

Last (J. T.). — Naturaliste anglais ayant récolté dans l'Ouest de Madagascar : 4, *9*.

Methuen (P. A.). — Herpétologiste sud-africain ayant visité Madagascar en 1911 : 22, 69.

Millot (J.). — Professeur au Muséum de Paris. Fondateur et directeur de l'Institut de Recherche scientifique de Madagascar. Membre de l'Académie des Sciences : 13, 27, *29*, 52, *63*, 96, *124*.

Paulian (R.). — Directeur-adjoint de l'Institut de Recherche scientifique de Madagascar : 26, 120.

Perrier de la Bâthie (H.). — Naturaliste (principalement botaniste, mais également géologue et explorateur de Madagascar. Membre associé du Muséum de Paris : 33.

Petit (G.). — Assistant au Muséum de Paris : *65*, 84, 124.

Pfeiffer (Mme I.). — Naturaliste et voyageuse autrichienne : 127.

Reuter (C.). — Naturaliste amateur, agent de la Compagnie commerciale allemande O'swald à Nosy Be : *109*.

Source : MNHN, Paris

Rutenberg (D. Chr.). — Ophtalmologiste et voyageur allemand, assassiné dans le Bemaraha le 25 août 1878 : *39*, 122.

Sikora (F.). — Chasseur et marchand autrichien, mort à la Réunion : *16*, *32*, *40*, *63*, *69*.

Stumpff (A.). — Naturaliste amateur, agent de la Compagnie commerciale allemande O"swald à Nosy Be : 43, *125*.

Voeltzkow (A.). — Naturaliste et voyageur allemand, responsable du *Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905* : *17*, 65, *88*, *105*, *115*.

Webb (C. S.). — Zoologiste anglais ayant principalement visité la baie d'Antongil : 73.

(1) Il nous est agréable de remercier, ici, toutes les personnes qui ont bien voulu nous procurer des indications.

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES

AHL, (E.)

1925. Herpetologische Notizen. *Zool. Anz.* 65 (1/2) : 18-20.

1928. Neue Frösche der Gattung *Rhacophorus* aus Madagascar. *Zool. Anz.* 75 (11/12) : 311-318.

1929. Beschreibung neuer Frösche aus Madagascar. *Mitt. zool. Mus. Berl.* 14 (3/4) : 469-484

1930a. Zur Kenntnis der *Megalixalus* Arten Madagascars und der umliegenden Inseln. *Mitt. zool. Mus. Berl.* 16 (4) : 523-529.

1930b Zur Kenntnis der madagassischen Arten der Baumfroschgattung *Hyperolius. Zool. Anz.* 90 : 65-68.

1931. Amphibia. Anura III, Polypedatidae. *Tierreich* 55 : I-XVI, 1-477. De Gruyter, Berlin und Leipzig.

AKKER, (v/d. W.G.)

1966. Reisindrukken van Madagascar. *Lacerta* 24 : 90-93, 4 fig.

ALBIGNAC, (R.)

1973. Mammifères Carnivores. *Faune Madagascar* 36, 209 p., 61 fig., 20 pl. h.-t. ORSTOM CNRS, Paris.

AMIET, (J. L.)

1981. Ecologie, éthologie et développement de *Phrynodon sandersoni* Parker, 1939 (Amphibia, Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia* 2 (1) : 1-13.

ANDERSON, (L. G.)

1910. Reptiles and Batrachians from north-west of Madagascar collected by v. Kaudern. *Ark. Zool.* 7 (7) : 1-15.

ANDRIAMAMPIANINA, (J.)

1981. Les réserves naturelles et la protection de la nature à Madagascar, *in* Madagascar, un sanctuaire de la nature. P. Oberlé édit., Lechevalier, Paris : 105-111.

ANGEL, (F.)

1925. Liste des Reptiles et Amphibiens rapportés de Madagascar par M. G. Petit Description d'un Batracien nouveau de la famille des Dyscophidés. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 31 : 60-64, 4 fig.

1929. Matériaux de la Mission G. Petit à Madagascar. Descriptions de trois Batraciens nouveaux appartenant aux genres *Mantidactylus* et *Gephyromantis. Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 1 (6) : 358-362.

1930a Description de deux espèces nouvelles de Batraciens de Madagascar appartenant au genre *Pseudohemisus. Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 2 (1) : 70-74.

1930b Description d'un Batracien nouveau, de Madagascar, appartenant au genre *Mantidactylus* (Matériaux des Missions de M R. Decary). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 2 (6) : 619-620.

1930c Sur la validité du genre *Gephyromantis* (Batracien) et diagnoses de deux

Source : MNHN, Paris

espèces et d'une variété nouvelle de ce genre. *Bull. Soc. zool. Fr.* 55 (6) : 548-553.

1931a Tableau des espèces actuellement connues du genre *Gephyromantis* (Batraciens de Madagascar). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 3 (8) : 737-739.

1931b Contribution à la faune de Madagascar, Reptilia et Batrachia. *Faune Colon. franç.*, Paris 4 : 495-597.

1934a. Description d'un Vipéridé nouveau du Congo belge, et de deux Batraciens de Madagascar. *Bull. Soc. zool. Fr.* 59 : 169-172.

1934b. Reptiles et Batraciens de Madagascar et description d'une espèce nouvelle du genre *Rhacophorus*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 6 (3) : 247-249.

1934c. Sur une collection de Reptiles et de Batraciens de Madagascar. *Faune Colon. franç.*, Paris 5 (6) : 311-320.

1935a. Batraciens nouveaux de Madagascar récoltés par M. R. Catala. *Bull. Soc. zool. Fr.* 60(1) : 202-207, 2 fig.

1935b. Contibution à l'étude faunistique de la réserve naturelle du Manempetsa (Madagascar) : Reptiles et Batraciens. *Annls. Sci. nat.* (Zool.) 10 (18) : 470-473.

1936. Matériaux herpétologiques recueillis à Madagascar par M. Roger Heim, chargé de mission. Description de deux formes nouvelles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 8 (2) : 125-129.

1937. Une Grenouille nouvelle de Madagascar appartenant au genre *Mantidactylus*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 9 (3) : 178-179.

1938a. Description d'un Amphibien nouveau, de Madagascar, appartenant au genre *Plethodontohyla*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 10 (3) : 260-261.

1938b. Sur quelques Amphibiens de Madagascar ; description d'un *Mantidactylus* nouveau. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 10 (5) : 488-490.

1939 Reptiles et Batraciens de Madagascar et de la Réunion. Description d'un Serpent nouveau du genre *Alluaudina*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 11 (6) : 536-538.

1950. Reptiles et Amphibiens de Madagascar et des îles voisines, faisant partie des collections du Musée zoologique de Strasbourg. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 22 (5) : 553-558.

ANGEL, (F.) & GUIBÉ, (J.)

1946. Tableaux des espèces actuellement connues du genre *Pseudohemisus* (Batraciens de Madagascar) et description d'une espèce nouvelle : *P. pustulosus*. n. sp. *Bull. Soc. zool. Fr.* 70 (4-5) : 150-154, 1 fig.

Anonyme,

1984. Commercial exploitation of the Indian Bullfrog in Bangladesh. *Traffic Bulletin* 6 (1) : 5.

ARNOULT, (J.)

1953. Reptiles, Batraciens et Poissons d'ornement de Madagascar *Naturaliste malgache* 4 (2) : 123-131.

1959. Poissons des eaux douces. *Faune Madagascar* 10, 163 p., 20 pl., 2 fig. Publ. Inst. Rech. scient., Tananarive-Tsimbazaza.

Source : MNHN, Paris

1966. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Ecologie et développement de *Mantella aurantiaca*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 37 (6) : 931-940, 4 fig.

1972. Importance des Batraciens de Madagascar : protection de leurs biotopes, *in* C. R. Conférence internationale sur la conservation de la nature et de ses ressources à Madagascar. UICN (n.s.) 36 : 195-198.

ARNOULT, (J.) & BAUCHOT, (R.)

1963. Compte-rendu de mission à Madagascar (octobre 1962-janvier 1963). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 35 (3) : 219-227, 2 fig.

ARNOULT, (J.) & RAZARIHELISOA, (M.)

1966. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Ecologie et formes larvaires de *Rhacophorus goudoti* (Tschudi). *Bull. Mus. natn Hist. nat. Paris* (2) 38 (2) : 111-117, 4 fig.

1967. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Le genre *Mantidactylus* adultes et formes larvaires de *M. betsileanus* (Blgr.), *M. curtus* (Blgr.) et *M. alutus* (Peracca). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 39 (3) : 471-487, 11 fig.

AUDY

1973. *Mantella aurantiaca*. *Aquarama* 21 : 56-57.

BACHMANN, (K.) & BLOMMERS-SCHLÖSSER, (R.)

1975. Nuclear D. N. A. amounts of the frogs of Madagascar. *Zool. Anz.* 194 (1/2) : 13-21, 1 fig.

BAIN, (O.) & BRUNHES, (J.)

1968. Un nouveau genre de Filaire, parasite de Grenouilles malgaches. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 40 (4) : 797-801, 2 fig.

BARBOUR, (T.)

1918. Amphibia and Reptilia from Madagascar. *Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge* 61 (14) : 479-489.

BARON-URBANI, (C.) & BUSER, (M.W.)

1976. Similarity of binary data. *Syst. Zool.* 25 : 251-259.

BATTISTINI, (R.) & VÉRIN, (P.)

1966. Les transformations écologiques à Madagascar à l'époque protohistorique. *Bull. Madagascar* 244 : 841-856.

1972 Man and the environment in Madagascar, *in* Biogeography and ecology of Madagascar. R. BATTISTINI & G. RICHARD-VINDARD edit., *Monographiae biol.* Junk, The Hague 21 : 311-337.

BLANC, (C. P.)

1972. Les Reptiles de Madagascar et des îles voisines, *in* Biogeography and ecology of Madagascar. R. BATTISTINI & G. RICHARD-VINDARD edit., *Monographiae biol.* Junk, The Hague 21 : 501-614.

1977. Reptiles Sauriens Iguanidae. *Faune Madagascar* 45, 199 p , 42 fig., 20 pl., 38 tabl. ORSTOM CNRS, Paris.

1981. Batraciens et Reptiles : formes et couleurs insolites, *in* Madagascar, un sanctuaire de la nature. P. OBERLÉ édit., Lechevalier, Paris : 57-62, pl. 29-32.

Source : MNHN, Paris

BLOMMERS, (R.)
1971. Caryotype de *Anodontohyla montana* Angel (Anura, Microhylidae) du massif de l'Andringitra (Madagascar). *Terre malgache* 10 : 261-265, 4 fig.

BLOMMERS, (R.) & BLANC, (C.P.)
1972. Existence d'une variabilité chromosomique intraspécifique chez *Pseudohemisus madagascariensis* Blgr. (Batraciens, Ranidés). *Bull. Soc. zool. Fr.* 97 (1) : 21-24, pl. I et II.

BLOMMERS-SCHLÖSSER, (R.M.A.)
1975a A unique case of mating behaviour in a Malagasy tree frog, *Gephyromantis liber* (Peracca, 1893), with observations on the larval development (Amphibia, Ranidae). *Beaufortia* 23 (296) : 15-25, 13 fig.
1975b. Observations on the larval development of some Malagasy Frogs, with notes on their ecology and biology (Anura : Dyscophinae, Scaphiophryninae and Cophylinae). *Beaufortia* 24 (309) : 7-26, 26 fig.
1976. Chromosomal analysis of twelve species of Microhylidae (Anura) from Madagascar. *Genetica* 46 : 199-210, 11 fig.
1978. Cytotaxonomy of the Ranidae, Rhacophoridae, Hyperoliidae (Anura) from Madagascar with a note on the karyotype of two amphibians of the Seychelles. *Genetica* 48 (1) : 23-40, 45 fig.
1979a. Biosystematics of the Malagasy frogs. I. Mantellinae (Ranidae). *Beaufortia* 29 (352) : 1-77, 70 fig.
1979b. Biosystematics of the Malagasy frogs. II. The genus *Boophis* (Rhacophoridae). *Bijdr. Dierk.* 49 (2) : 261-312, 43 fig., pl. I-IV.
1980. Biosystematics of Malagasy frogs. Een serie artikelen over kikkers voorkomend op het eiland Madagascar, Academisch proefschrift. De Universiteit van Amsterdam : 8 p.
1981. On endemic Malagasy frogs (Ranidae, Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Mon. zool. ital.* 15 (12) : 217-224.
1982. Observations on the Malagasy frog genus *Heterixalus* Laurent, 1944 (Hyperoliidae). *Beaufortia* 32 (1) : 1-11, fig. 1-11.

BLOMMERS-SCHLÖSSER, (R. M. A. & L. H. M.)
1984. The Amphibians, *in* Madagascar. A. Jolly, P. Oberlé & R. Albignac edit., *Key Environments*, Pergamon Press, New York : 89-104, 28 fig.

BOETTGER, (O.)
1877 Die Reptilien und Amphibien von Madagascar. *Abh. senckenb. naturf. Ges.* 11 : 1-56, pl. 3-5.
1879a. Diagnosen zwei neuer Amphibien aus Madagascar. *Ber. senckenb. naturf. Ges.* 1879-1880 : 85-86.
1879b. Die Reptilien und Amphibien von Madagascar. 2 Nachtrag. *Abh. senckenb. naturf. Ges.* 11 : 457-497, pl. 1.
1880a. Diagnoses reptilium et batrachiorum novorum a Carolo Ebenau in insula Nossi-Bé Madagascariensi collectorum. *Zool. Anz.* 3 (57) : 279-283.
1880b. Diagnoses batrachiorum novorum insulae Madagascar. *Zool. Anz.* 3 (69) : 567-568.
1881a Diagnoses reptilium et batrachiorum novorum ab ill. Dr. Christ. Rutenberg in insula Madagascar collectorum. *Zool. Anz.* 4 (74) : 46-48.
1881b. Diagnoses reptilium et batrachiorum novorum ab ill. Antonio Stumpff in

Source : MNHN, Paris

insula Nossi-Bé Madagascariensi collectorum. *Zool. Anz.* 4 (87) : 358-362.

1881c. Diagnoses reptilium et batrachiorum novorum insulae Nossi-Bé Madagascariensis. *Zool. Anz.* 4 (99) : 650-651.

1881d. Die Reptilien und Amphibien von Madagascar, 3 Nachtrag. *Abh. senckenb. naturf. Ges.* 12 : 435-558, pl. I-V.

1882. Diagnoses Reptilium et Batrachiorum novorum insulae Nossi-Bé Madagascariensis. *Zool. Anz.* 5 (120) : 478-480.

1892. Katalog der Batrachier-Sammlung in Museum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main : I-X, 1-73 (Gbr. Knauer, Frankfurt a. M.).

1913. Reptilien und Amphibien von Madagascar, den Inseln und dem Festland Ostafrikas, *in* Reise in Ostafrika von Prof. A. Voeltzkow Bd 3, Heft 4 : 269-376, pl. XXIII-XXX (E. Schweizerbart, Stuttgart).

BOGART, (J. P.)

1981. How many times has terrestrial breeding evolved in Anuran Amphibians. *Mon. zool. ital.* 15 (3) : 29-40.

BOGART, (J. P.) & TANDY (M.)

1981 Chromosome lineages in African Ranoid frogs. *Mon. zool. ital.* 15 (5) : 55-91.

BOKERMANN, (W. C. A.)

1952. Microhylidae da coleçao do Departamento de Zoologia (Amphibia-Anura). *Pap. Avulsos. Dep. Zool. Sec. Agric. Sao Paulo* 10 : 271-292.

BOULENGER, (G. A.)

1881 Description of a new species of Frog from Madagascar (*Rana guttulata*). *Ann. Mag. nat. Hist.* (5) 7 : 360-361.

1882. Catalogue of the Batrachia Salientia s. Caudata in the collection of the British Museum (2nd ed.) : XVI + 503 p., pl. I-XXX (Trustees British Museum, London).

1883. II Notes on little known Species of frogs. *Ann. Mag. nat. Hist.* (5)11 : 16-19.

1888. Descriptions of new Reptiles and Batrachians from Madagascar. *Ann. Mag. nat. Hist.* (6) 1 : 101-107, pl. V-VI.

1889. Description of new Reptiles and Batrachians from Madagascar *Ann. Mag nat. Hist.* (6) 4 : 244-248.

1895. On a genus of frogs peculiar to Madagascar. *Ann. Mag. nat. Hist.* (6) 15 : 450.

1896a. Descriptions of new batrachians in the British Museum. *Ann. Mag. nat. Hist.* (6) 17 : 401-406, pl. XVII.

1896b. Descriptions of two new frogs obtained in Madagascar by Dr Forsyth Major. *Ann. Mag. nat. Hist.* (6) 18 : 420-421.

1904. Description of a New Genus of frogs of the family Dyscophidae and a list of the genera and species of the family. *Ann. Mag. nat. Hist.* (7) 13 : 42-44.

1917. Sur la conformation des phalangettes chez certaines grenouilles d'Afrique. *C. R. Acad. Sci. Paris* 165 : 987-990.

1918. Aperçu des principes qui doivent régir la classification naturelle des espèces du genre *Rana*. *Bull. Soc. zool. Fr.* 43 : 111-121.

Source : MNHN, Paris

1919. On the Madagascar frogs of the genus *Mantidactylus* Blgr. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1918 : 257-261.

BOUR, (R.) & MOUTOU (F.)
1982 Reptiles et Amphibiens de l'île de la Réunion. *Info-Nature île de la Réunion* 19 : 119-156, 7 tabl.

BOURGEAT, (F.)
1972. Contribution à l'étude des sols sur socle ancien à Madagascar. Types de différenciation et interprétation chronologique au cours du Quaternaire. *Mém. ORSTOM* 57 : 338 p.

BUSSE, (K.)
1981. Revision der Farbmuster-Variabilität in der madagassischen Gattung *Mantella* (Salientia : Ranidae). *Amphibia-Reptilia* 2 (1) : 23-42, fig. 1-8.

CHABAUD, (A. G.) & BRYGOO (E. R.)
1957. Deux Nématodes, parasites de Grenouilles à Madagascar : *Falcaustra golvani* n. sp. et *Harentinema ambocaeca* n. g., n. sp. *Annls Parasit. hum. comp.* 32 (4) : 26-34.
1958. Cycle évolutif d'un Nématode Cosmocercide, parasite de Grenouilles malgaches. *C. R. Acad. Sci. Paris* 246 : 1771-1773.
1959. Description et cycle évolutif d'*Aplectana Courdurieri* n. sp. (Nematoda, Cosmocercidae). *Mém. Inst. scient. Madagascar* (A) 12 : 159-176, 5 fig.

CHABAUD, (A. G.), BRYGOO, (E. R.) & PETTER, (A. J.)
1961. Description et caractères biologiques de deux nouveaux *Rhabdias* malgaches. *Annls Parasit. hum. comp.* 36 : 752-763.

CLARKE, (B. T.)
1981. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura, Ranidae). *Mon. zool. ital.* 15 (14) : 285-331.

COGGER, (H. G.)
1979. Reptiles and Amphibians of Australia. Rev. edition. Reed Pty Ltd, Sydney : 608 p.

COPE, (E. D.)
1868. Second supplement on some new Raniformia from old World. *Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia* 20 : 138.

CORNET, (A.)
1974. Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Notice explicative n° 55, 34 p. ORSTOM, Paris.

COWAN, (Rev. W. D.)
1882. Geographical excursions in South Central Madagascar. *Proc. R. geogr. Soc. Lond.* 4 (9) : 521-537, map 584.

DAUDIN, (F. M.)
1803. Histoire naturelle des Rainettes, des Grenouilles et des Crapauds : 1-108, pl. 1-38. Levrault, Paris.

DEBLOCK, (S.) & CAPRON, (A.)
1962. Description d'*Astiotrema* (*Bignetrema*) *tananarivense* n. subg., n. sp.,

Source : MNHN, Paris

Plagiorchiidae intestinal d'Amphibiens malgaches. *Annls Parasit. hum. comp.* 37 (1-2) : 97-107.

DECARY, (R.)
1946. Plantes et animaux utiles de Madagascar. *Annls Mus. colon. Marseille* 54e année (6) 4 : 234 p.
1950. La faune malgache : 236 p., 22 fig. Payot, Paris.

DELORS, (J. M.)
1965. Monographie de la Côte Est de Madagascar. *Bull. tech. Eaux et Forêts et Conserv. Sols* 2.

DESCHAMPS, (H.)
1965. Histoire de Madagascar, 3e édit., 348 p. Berger-Levrault, Paris.

DOLLFUS, (R. Ph.)
1932. Sur un *Lepoderma* de Batraciens anoures de l'île Maurice. *Annls Parasit. hum. comp.* 10 (6) : 509-513.

DONQUE, (G.)
1972. The climatology of Madagascar, *in* Biogeography and ecology of Madagascar. R. BATTISTINI & G. RICHARD-VINDARD edit., *Monographiae biol.* Junk, The Hague 21 : 87-144.

DREWES, (R. C.)
1984. A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura) : Treefrogs of Africa, Madagascar and the Seychelles Islands. *Occ. Pap. California Ac. Sc.* 139 : 70 p.

DUBOIS, (A.)
1980. Un nom de remplacement pour un genre de Ranidés de Madagascar (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (4) 2 (A, n° 1) : 349-351.
1981. Liste des genres et sous-genres nominaux de Ranoidea (Amphibiens, Anoures) du monde, avec identification de leurs espèces-types : conséquences nomenclaturales. *Mon. zool. ital.*, (n. s.) 15 (13) : 225-284.
1983. Classification et nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon* 52 (9) : 270-276.

DUELLMAN, (W. E.)
1970. The hylid frogs of Middle America. *Monogr. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, 753 p.
1978. The Biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Univ. Kansas. Mus. nat. Hist., Lawrence, *Misc. Publ.* 65 : 352 p.

DUELLMAN, (W. E.) & CRUMP, (M. L.)
1974. Speciation in frogs of the *Hyla parviceps* group in the upper Amazon Basin. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas* (23) : 1-40.

DUELLMAN, (W. E.) & PYLES, (R. A.)
1983. Acoustic resource partitioning in Anuran communities. *Copeia* (3) : 639-649.

DUMÉRIL, (A.)
1853. Mémoire sur les Batraciens anoures de la famille des Hylaeformes ou

Source : MNHN, Paris

Rainettes, comprenant la description d'un genre nouveau et de onze espèces nouvelles. *Annls Sci. nat.*, Paris (3, Zool.) 19 : 135-179, pl. VII.

DUMÉRIL, (A.) & BIBRON, (G.)
1841. Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des Reptiles. Librairie encyclopédique de Roret, Paris 8 : 111 + 792 p.

ESTES, (R.) & REIG, (O. A.)
1973. The early fossil record of frogs a review of the evidence, *in* Evolutionary biology of the Anurans. J.L. VIAL edit., Univ. of Missouri Press, Columbia : 11-63

EUZET, (L.) & COMBES, (C.)
1964 Sur un Polystomatidae (Monogenea) récolté à Madagascar chez *Rana mascareniensis* Dum. et Bibron. *Bull. Soc. zool. Fr.* 89 (4) : 392-401.

FOUQUETTE, (M. J. jr.)
1960. Isolating mechanisms in three sympatric tree frogs in the Canal Zone. *Evolution* 14 : 484-497.

GAUTHIER, (E. F.)
1902. Madagascar, étude de géographie physique : 428 p Challamel, Paris.

GIGLIO-TOS, (E.)
1917. Mantidi esotici. Generi e specie nuove. *Bull. Soc. ent. ital.* 48 : 43-108.

GISTEL, (J.)
1848. Naturgeschichte des Thierreichs für höhere Schulen. Stuttgart, Hoffmann : XI + 216 + IV p., pl. I-XXXII.

GOLVAN, (Y. J.), BRYGOO, (E. R.) & GASSMAN, (M.)
1972. *Acanthocephalus domerguei* n. sp., parasite d'un Amphibien malgache. *Annls Parasit. hum. comp.* 47 (2) : 305-308.

GOSNER, (K. L.)
1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16 : 183-190.

GRANDIDIER, (A.)
1872. Description de quelques Reptiles nouveaux découverts à Madagascar en 1870. *Annls Sci. nat.* (Zool.) (5) 15, art. 20 : 6-11.
1875. Description d'un nouveau Batracien de Madagascar. *Annls Sci. nat.* (Zool.) (6) 11, art. 6 : 1 p.
1877. Notes sur deux variétés de *Discophus insularis*. *Bull. Soc. philomath. Paris* (7) 1 : 41-42.

GRANDIDIER, (G.) & JOUCLA, (E.)
1935. Bibliographie générale des colonies françaises (Bibliographie de Madagascar, 1904-1933, par G. GRANDIDIER) : Tomes I, II, III. Soc. Edit. Géogr., Marit. et Colon., Paris.

GRANDIDIER, (G.) & PETIT, (G.)
1932. Zoologie de Madagascar : 258 p., 17 fig., 48 pl. Soc. Edit. Géogr., Marit. et Colon. Paris.

Source : MNHN, Paris

GRANDISON, (A. G. C.)
1953. A new species of Rhacophorid Frog from Madagascar *Ann. Mag. nat. Hist.* (12) 6 : 855-856, pl. 21, 2 fig.

GRIFFITHS.
1963. The phylogeny of the Salientia. *Biol. Rev.* 38 (2) : 241-292.

GROSS, (M. R.) & SHINE, (R.)
1981. Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. *Evolution* 35 (4) : 775-793.

GUIBÉ, (J.)
1945. A propos du genre *Gephyromantis* (Batracien). *Bull Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 17 (5) : 383-384, 1 fig.
1946. Sur la validité de *Mantipus laevipes* (Mocq.) (Batraciens Microhylidae) *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 18 (1) : 50-51, 2 fig.
1947a. Trois *Gephyromantis* nouveaux de Madagascar (Batraciens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 19 (2) : 151-155, tabl.
1947b. Variations de la ceinture scapulaire chez les espèces appartenant aux genres *Mantipus* et *Plethodontohyla* (Batraciens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 19 (3) : 261-264, 5 fig.
1947c. Description d'un Batracien nouveau de Madagascar (*Boophis Laurenti* n. sp.) et synonymie de plusieurs espèces du genre *Boophis*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 19 (6) : 438-439, 1 tabl.
1948a. Contribution à l'étude du genre *Mantipus*. *Mém. Inst. scient. Madagascar* (A) 1 (1) : 76-80, 5 fig.
1948b. Etude comparée des espèces *lugubris*, *femoralis* et *cowani* appartenant au genre *Mantidactylus* (Batraciens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 20 (3) : 235-237, 1 tabl.
1949. La répartition géographique des Batraciens de Madagascar. *Mém. Inst. scient. Madagascar* (A) 1 (2) : 167-169.
1950a. Description d'un Batracien nouveau pour la faune malgache *Platypelis Milloti* n. sp. (Microhylidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 22 (2) : 214
1950b. Catalogue des types d'Amphibiens du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : 71 p.
1952. Recherches sur les Batraciens de Madagascar. *Mém. Inst. scient. Madagascar* (A) 7 (1) : 109-116, 5 fig.
1953a. Deux *Hyperolius* nouveaux pour la faune malgache (Batraciens). *Naturaliste malgache* 5 (1) : 101-103.
1953b Répartition géographique des Batraciens de Madagascar. *C. R. Soc. Biogéogr.* (N. S.) 1 : 167-169.
[1954]. Au sujet de l'introduction de *Rana tigrina tigrina* Daudin à Madagascar. *Naturaliste malgache* 5 (2) : 241-242.
1956. La position systématique des genres *Pseudohemisus* et *Scaphiophryne* (Batraciens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 28 (2) : 180-182, 1 fig.
1964. Révision des espèces du genre *Mantella* (Amphibiens, Ranidae). *Senckenbergiana Biol.* 45 (3/5) : 259-264.
1974a. Batraciens nouveaux de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (3) n° 145, Zool. 109 : 1009-1017, 10 fig.

Source : MNHN, Paris

1974b. Batraciens nouveaux de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (3) n° 171, Zool. 116 : 1169-1192, 14 fig.
1975a. Le statut générique de quelques Batraciens malgaches. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (3) n° 266, Zool. 188 : 1761-1766, 5 fig.
1975b. Batraciens nouveaux de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (3) n° 323, Zool. 230 : 1081-1089, 9 fig.
1978. Les Batraciens de Madagascar. *Bonner zool. Monogr.* 11 : 148 p., 82 pl.

GUICHON, (A.)
1960. La superficie des formations forestières à Madagascar. *Rev. forest. française* 6 : 408-411.

GUILLAUMET, (J.-L.), BETSCH, (J.-M.), BLANC, (Ch.), MORAT, (Ph.) & PEYRIERAS, (A.)
1975. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. III. Le Marojezy. IV. L'Itremo et l'Ibity. Géomorphologie, climatologie, faune et flore. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (3) n° 309, Ecol. gén. 25 : 29-67, 12 fig.

GÜNTHER, (A.)
1859. Catalogue of the Batrachia Salientia in the collection of the British Museum. London, Taylor & Francis (1858) : XVI + 160 p., pl. I-XII.
1865. Reptilia. *Zool. Rec.* 1 : 99-132.
1869. First account of species of tailless batrachians added to the collection of the British Museum. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1868 : 478-490, pl. XXXVII-XL.
1877. Descriptions of some new Species of Reptiles from Madagascar. *Ann. Mag. nat. Hist.* (4) 19 : 313-317, pl. XVI.

HECHT, (M. K.)
1963. A reevaluation of the early history of the frogs. Part. II. *Systematic Zool.* 12 (1) : 20-35.

HEWITT, (J. R.)
1911. A comparative review of the amphibian fauna of South Africa and Madagascar, with some suggestions regarding their former lignes of dispersal *Ann. Transv. Mus.* 1 (3) : 29-39.

HOFFSTETTER, (R.)
1976. Histoire des Mammifères et dérive des continents. *La Recherche* 7 : 124-138.

INGER, (R. F.)
1966. The systematics and zoogeography of the Amphibia of Borneo. *Fieldiana Zool.* 52 : 1-402.
1967. The development of a phylogeny of frogs. *Evolution* 21 (2) : 369-384.

JOLLY, (A.)
1980. A world like our own. Man and nature in Madagascar. New Haven and London, Yale University Press : XVI + 272 p.

KIENER, (A.)
1963. Poissons, Pêches et Pisciculture à Madagascar. *Publication Centre technique forestier tropical* 24 : 1-244, 160 fig.

Source : MNHN, Paris

KIENER, (A.) & MAUGÉ (M.) [recte A. L.]
1966. Contributions à l'étude systématique et écologique des Poissons Cichlidae endémiques de Madagascar. *Mém Mus. natn. Hist nat. Paris*, A, Zoologie, 40 (2) : 51-99, 4 pl. h. t.

KOECHLIN, (J.)
1972. Flora and Vegetation of Madagascar, *in* Biogeography and ecology in Madagascar. R. BATTISTINI & G. RICHARD-VINDARD edit., *Monographiae biol.* Junk, The Hague 21 : 145-190.

KOECHLIN, (J.), GUILLAUMET, (J.-L.) & MORAT, (Ph.)
1974. Flore et végétation de Madagascar, *in* R. TUXEN, *Flora et vegetatio mundi* 5, Cramer edit., Vaduz : 687 p., 39 fig., 185 phot.

KUHL, (H.) & HASSELT, (J. C. van)
1822a. Uittreksel uit de brieven van de Heeren Kuhl en van Hasselt, aan de Heeren C. J. Temminck, Th. van Swinderen en W. de Haan. *Algemeene Konst. en letterbode* 1822 (7) : 99-104.
1822b. Aus einem Schreiben von Dr Kuhl und Dr. van Hasselt aus Java, an Professor Th. van Swinderen zu Groningen. *Isis Oken, Leipzig* 2 : 472-476.

KUHN, (O.)
1962. Die vorzeitlichen Frösche und Salamander, ihre Gattungen und Familien. *Jahrb. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg* : 327-372.
1965. Die Amphibien System und Stammesgeschichte. Verlag Oeben Krailling bei München : 102 p.

LAMOTTE, (M.)
1967. Le problème des *Ptychadena* (Fam. Ranidae) du groupe *mascareniensis* dans l'Ouest africain. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 39 (4) : 647-656, 6 fig.

LAMOTTE, (M.) & LESCURE, (J.)
1977. Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les Amphibiens anoures. *La Terre et la Vie* 2 : 225-312.

LAMOTTE, (M.) & PERRET, (J.-L.)
1961. Contribution à l'étude des Batraciens de l'Ouest africain. XI. — Les formes larvaires de trois espèces de *Ptychadena* : *Pt. maccarthyensis* And., *Pt. perretti* G. et L. et *Pt. mascareniensis* D. et B. *Bull. IFAN* XXIII, sér. A, n° 1 : 192-210, 15 fig., 3 tabl.

LAURENT, (R.)
1940. Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Ranidés africains. Première note. *Revue Zool. Bot. afr.* 34 (1) : 74-97, pl. III-V.
1941a. Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Ranidés africains. Deuxième note. *Revue Zool. Bot. afr.* 34 (2) : 192-235, pl. VI-VII.
1941b. Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophoridés africains. Première note. *Revue Zool. Bot. afr.* 35 (1) : 85-111, pl. X-XI.
1943a. Sur la position systématique et l'ostéologie du genre *Mantidactylus* Boulenger. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.* 19 (5) : 1-8, fig. 1-20, pl. I, fig. 1-3.

Source : MNHN, Paris

1943b. Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophoridés non africains. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.* 19 (28) : 1-16, fig. 1-32, pl. I et II.

1943c. Contribution à l'étude des genres *Megalixalus* et *Hyperolius*. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.* 19 (30) : 1-20 ; fig. 1, 2.

1944. Contribution à l'ostéologie et à la systématique des Rhacophoridés africains. Deuxième note. *Revue Zool. Bot. afr.* 38 (1-2) : 110-138, pl. XI-XIII.

1946. Mises au point dans la taxonomie des Ranidés. *Revue Zool. Bot. afr.* 39 (4) : 336-338.

1951. Sur la nécessité de supprimer la famille des Rhacophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae. *Revue Zool. Bot. afr.* 45 (1) : 116-122.

1972. Reviews and comments. The morphology, systematics, and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae), by S. S. LIEM (1970). *Copeia* 1 : 198-201.

1973. The Natural Classification of the Arthroleptinae (Amphibia, Hyperoliidae). *Revue Zool. Bot. afr.* 87 (4) : 666-678.

1980a. Géonémie des Anoures. *C. R. Soc. Biogéogr.* 56 (492) : 81-86.

1980b. Esquisse d'une phylogenèse des Anoures. *Bull. Soc zool. Fr.*, 104 (4) : 397-422

1986 Systématique et répartition géographique, *in* Traité de Zoologie, P. P. GRASSÉ édit., tome XIV, fascicule A, Amphibiens : 594-797. Masson, Paris.

LIEM, (S. S.)

1970. The morphology, systematics and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Fieldiana Zool.* 57 : I-VII, 1-145.

LITTLEJOHN, (M. J.)

1965. Vocal communication in frogs. *Austral. Nat. Hist.* 15 : 52-55.

LYNCH (J. D.)

1973. The transition from archaic to advanced Frogs, *in* Evolutionary biology of the Anurans. J.L. VIAL edit., Univ. of Missouri Press, Columbia : 133-182.

LOVERIDGE, (A.)

1953. Zoological results of a fifth expedition to east Africa. IV. — Amphibians from Nyasaland and Tete. *Bull. Mus. comp. Zool.* 110 : 325-406.

MC CARTY, (C. J.)

1978. Un nouveau nom pour remplacer *Rhacophorus granulosus* Guibé, 1975 (Anura ; Rhacophoridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (3) n° 514, Zool. 353 : 305.

MC DIARMID, (R. W.)

1978. Evolution of parental care in frogs, *in* The development of behavior : comparative and evolutionary aspects. G. M. BURGHARDT & M. BEHOOF edit., Garland S T P M, New York : 127-149.

MC ELHINNY, (M. W.)

1973. Paleomagnetism and plate tectonics. Cambridge Univ. Press., London.

Source : MNHN, Paris

MATZ, (G.)
1975. Les Grenouilles du genre *Mantella* (Ranidae). *Aquarama* 9 (30) : 20, 84.

MAYEUR, (V.)
1777. Voyage au pays d'Ancove, autrement dit des Hovas ou Amboilambes, dans l'intérieur des terres, en janvier 1777, avec notes sur les lacs de la Côte Est Dept. manusc. Brit. Mus. Londres, IV, 1, Histoire de Madagascar.

MEIER, (H.)
1980. *Mantella*, eine Gattung bunter Frösche aus Madagaskar. *Aquar. u. Terrar.* (2) 33 (10) : 352-354.

MERTENS, (R.)
1967. Die herpetologische Sektion des Naturmuseums und Forschungsinstitutes Senckenberg in Frankfurt a. M. nebst einem Verzeichnis ihrer Typen. *Senckenbergiana Biol.* 48 (Sonderheft A) : 1-106, 12 fig.

METHUEN, (P. A.)
1920. Descriptions of a new snake from the Transvaal, together with a new diagnosis and key of the genus *Xenocalamus*, and of some Batrachia from Madagascar. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1919 (25) : 349-355.

METHUEN, (P. A.) & HEWITT, (J.)
1913. On a collection of Batrachia from Madagascar made during the year 1911. *Ann. Transv. Mus.* Pretoria 4 (2) : 49-64, fig. 3-5, pl. IX-X.

MILLOT, (J.)
1952. La faune malgache et le mythe gondwanien. *Mém. Inst. scient. Madagascar* (A) 7 (1) : 1-36, 3 fig., 5 pl. phot. h.-t.

MILLOT, (J.) & GUIBÉ, (J.)
1950. Les Batraciens du Nord de l'Andringitra (Madagascar). *Mém. Inst. scient. Madagascar* (A) 4 (1) : 197-206, 3 fig., pl. coul. V h.-t.
1951. Batraciens malgaches à biotope végétal. *Mém. Inst. scient. Madagascar* (A) 5 (1) : 197-212, 10 fig., pl. h.-t. II et III (coul.) [non VIII].

MILON, (P.), PETTER, (J. J.) & RANDRIANASOLO, (G.)
1973. Oiseaux. *Faune Madagascar* 35, 263 p., fig., 18 pl. h.-t. coul. (sauf la 1). ORSTOM, Tananarive, et CNRS, Paris.

MOCQUARD, (F.)
1895a. Sur les Reptiles recueillis à Madagascar de 1867 à 1885 par A. Grandidier. *Bull. Soc. philomath. Paris* (8) 7 : 93-111.
1895b. Sur une collection de Reptiles recueillis à Madagascar par MM. Alluaud et Belly. *Bull. Soc. philomath. Paris* (8) 7 : 112-136.
1900. Nouvelle contribution à la faune herpétologique de Madagascar. *Bull. Soc. philomath. Paris* (9) 2 : 93-111, pl. II.
1901. Note préliminaire sur une collection de Reptiles et de Batraciens recueillis par M. Alluaud dans le sud de Madagascar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* 7 : 251-256.
1902. Sur une collection de Reptiles et Batraciens recueillis par M. Alluaud dans le sud de Madagascar. *Bull. Soc. philomath. Paris* (9) 4 : 5-25, pl. I-II.
1909. Synopsis des familles, genres et espèces de Reptiles écailleux et des Batraciens de Madagascar. *Nouv. Arch. Mus. Paris* (5) 1 : 1-110.

Source : MNHN, Paris

MORAT, (P.)
1969. Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviométrique d'Emberger. *Cah. ORSTOM* (sér. Biol.) 10 : 117-132.
1972. Les Savanes de l'Ouest de Madagascar *Mém. ORSTOM* 68 : 235 p.

MORESCALCHI, (A.)
1967. Le relazioni tra il cariotipo di anuri diplasiocelì I. Il corredo cromosimico di alcuni Ranidae. *Caryologia* 20 : 65-85.
1968. Initial cytotaxonomic data on certain families of Amphibious Anura (Diplasiocoela, after Noble). *Experientia* 24 : 280-283.
1973. Amphibia, *in* Cytotaxonomy and vertebrate evolution. A. B. CHIARELLI & E. CAMPANNA edit., Academic Press, London : 233-348.
1979. New developments in vertebrate cytotaxonomy. I. Cytotaxonomy of the Amphibians. *Genetica* 50 (3) : 179-193.
1981a. Evolution and karyology of the Amphibians. *Boll. Zool.* (Suppl.) 47 (1980) : 113-126.
1981b. Karyology of the Main Groups of African frogs. *Mon. Zool. ital.* 15 (4) : 41-53.

MUDRACK, (W.)
1965. Pflege und Zucht des Goldfröschens *Mantella aurantiaca*. *Aquar. u. Terrar. Z.* 18 (10) : 312-313.
1974. Haltung und Zucht des Goldfröschens *Mantella aurantiaca* Mocquard, 1900. *Das Aquarium* 8 (58) : 160-161.

MÜLLER, (F.)
1882. Vierter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museums. *Verh. Naturf. Ges. Basel* 7 : 668-717.
1892. Siebenter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museums. *Verh. Naturf. Ges. Basel* 10 (1) : 195-199, pl. III.

NIEDEN, (F.)
1926. Amphibia. Anura II. Engystomatidae. *Tierreich* 49 : VIII-XVI, 1-110, 55 fig. De Gruyter, Berlin und Leipzig.

NOBLE, (G. K.)
1931. The biology of the Amphibia : 577 p. Mc Graw Hill Co., New York.
1940. A new species of Brevicipitid Frog from Madagascar. *Proc. New England zool. Club* 18 : 27-29.

NOBLE, (G. K.) & PARKER, (H. W.)
1926. A synopsis of the Brevicipitid Toads of Madagascar. *Am. Mus. Novit.*, New York 232 : 1-21, fig. 1-14.

OOSTVEEN, (H.)
1978. Persoonlijke ervaringen met het rode kikkertje uit Madagascar, *Mantella aurantiaca*. *Lacerta* 36 (4) : 51-55.

PARKER, (H. W.)
1925. New and rare Reptiles and Batrachians from Madagascar. *Ann. Mag. nat. Hist.* (9) 16 : 390-394.

Source : MNHN, Paris

1934. Monograph of the Frogs of the family Microhylidae : VIII + 208 p., 67 fig. British Mus. (Nat. Hist.), London.

PAULIAN, (R.)
[1957]. Une nouvelle Grenouille malgache. *Naturaliste malgache* 8 (2) (1956) : 309-310.
1961. La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. *Faune Madagascar* 13, 485 p., 122 fig., 21 pl. phot. h.-t., 2 pl. col. h.-t., 3 cartes, dépl. et tabl. Publ. Inst. Rech. scient., Tananarive-Tsimbazaza.

PAULIAN, (R.), BETSCH, (J.-M.), GUILLAUMET, (J.-L.), BLANC, (C.) & GRIVEAUD, (P.)
1971. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache I. — Le massif de l'Andringitra 1970-1971. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. *Bull. Soc. Ecol.* 2 (2-3) : 189-266, 44 fig.

PAULIAN, (R.), BLANC, (C.), GUILLAUMET, (J.-L.), BETSCH, (J.-M.), GRIVEAUD, (P.) & PEYRIERAS, (A.)
1973. Etude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les Chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (3) n° 118, Ecol. gén. 1 : 1-40, 14 fig.

PAULIAN, (R.) & GRIEBINE, (A.)
1953. Une campagne spéléologique dans la Réserve naturelle de Namoroka. *Naturaliste malgache* 5 (1) : 19-28, 4 fig., 2 append.

PERACCA, (M. G.)
1892. Descrizione di nuove specie di Rettili e Anfibi di Madagascar. *Boll. Mus. Zool. Anatom. comp. Torino* (8) 112 : 1-5, fig. I-III.
1893. Descrizione di nuove specie di Rettili e Anfibi di Madagascar. *Boll. Mus. Zool. Anatom. comp. Torino* (8) 156 : 1-16.

PERRET, (J.-L.)
1966. Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jb., Syst.* 8 : 289-464.

PERRIER DE LA BÂTHIE, (H.)
1921. La végétation malgache. *Ann. Mus. colon. Marseille* (3) 9, 268 p.
1927. Le Tsaratanana, l'Ankaratra et l'Andringitra. *Mém. Acad. malgache* 3, 70 p., 1 carte.

PETERS, (W.).
1874. Uber neue Amphibien (*Gymnophis, Syphonops, Polypedates, Rhacophorus, Hyla, Cyclodus, Euprepes, Clemmys*). *Mber. K. Akad. Wiss. Berlin* 1874 : 616-624, pl. I-II.
1881. Uber die von Herrn J.M. Hildebrandt auf Nossi Be und Madagascar gesammelten Saügetiere und Amphibien. *Mber. K. Akad. Wiss. Berlin* 1880 : 508-511.
1883. Uber die *Mantipus* und *Phrynocara*, zwei neue Batrachiergattungen aus dem Hinterlasse der Reisenden Hildebrandt von Madagascar. *Sitzungsb. K. Akad. Wiss. Berlin* 6 : 165-168.

PETTER, (J.-J.), ALBIGNAC, (R.) & RUMPLER, (Y.)
1977. Mammifères Lémuriens (Primates Prosimiens). *Faune Madagascar* 44, 513 p., 200 fig., 12 cartes, tabl. ORSTOM CNRS, Paris.

Source : MNHN, Paris

PIANKA, (E.R.),
1970 On r- and K- selection. *Amer. Nat.* 104 : 592-597.

PIVETEAU, (J.)
1937. Un Amphibien du Trias inférieur. Essai sur l'origine et l'évolution des Amphibiens Anoures. *Annls Paléontol.* 26 : 135-177.

POISSON, (H.)
1935. Une nouvelle espèce de grenouille de Madagascar. *Le Madagascar illustré* 3. Tananarive.

POYNTON, (J.-C.)
1964. The Amphibia of Southern Africa : a faunal study. *Ann. Natal. Mus.* 17 : 1-334.

PROD'HON, (J.)
1969. Description de *Raillietnema petterae* n. sp. et de *Raillietnema parapetterae* n. sp. Nématodes parasites d'un Amphibien malgache *Discophus antongili* Grandidier, 1877. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (2) 40 (6) : 1209-1214.

PROD'HON, (J.) & BAIN, (O.)
1975. *Madochotera landauae* n. sp., nouvelle Filaire de Grenouille malgache. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* (3) n° 232, Zool. 156 : 813-817, 2 fig.

RAISON, (J.-P.)
1972. Utilisation du sol et organisation de l'espace en Imerina ancienne, *in* "Mélanges de Géographie Tropicale" offerts au Prof. P. Gourou, Bordeaux. MOUTON édit., Paris, La Haye : 407-425.

RAPP, (W. von)
1842. Neue Batrachien. *Arch. Naturgesch.* 8 (1) : 289-291, pl. VI.

RAVET, (J.)
1948. Atlas climatologique de Madagascar. *Publ. Serv. Météo. Madagascar*, Tananarive 10 : 1-95.
1956. Températures de l'air sous abri à Madagascar, aux Comores et à La Réunion. *Publ. Serv. Météo. Madagascar*, Tananarive 25 : 1-52.
1958. Les pluies à Madagascar et aux Comores. *Publ. Serv. Météo. Madagascar*, Tananarive 26 : 1-142.

RAZARIHELISOA, (M.)
1965a. Influence de la température sur le rythme du cœur isolé de *Rana mascareniensis* D et B. *Annls Univ. Madagascar* (Sci.) 2 : 189-194.
1965b. Influence de la température sur le rythme du cœur isolé de *Rhacophorus madagascariensis*. *Annls Univ. Madagascar* (Sci.) 2 : 195-199.
1969. Observations sur les Batraciens aquatiques du centre des hauts plateaux de Madagascar. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.* 17 : 949-955.
1970. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Etude préliminaire des rapports hépato-somatique et gonado-somatique, pendant la reproduction chez *Rhacophorus goudoti*. *Annls Univ. Madagascar* (Sci.) 7 : 371-380.
1973a. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Ecologie et Comportement fouisseur du "Sahondoroka" *Plethodontohyla tuberata*

Source : MNHN, Paris

Peters, Batracien Anoure endémique du Centre de Madagascar. *Annls Univ. Madagascar* (Sci.) 10 : 103-105.

1973b. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar · Utilisation de la résine vinylique V. Y. H. H. pour l'étude des systèmes circulatoires chez *Rhacophorus goudoti* (Tschudi). *Annls Univ. Madagascar* (Sci.) 10 : 127-142.

1974a. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar : Ecologie et développement larvaire du *Gephyromantis methueni*, Angel, batracien à biotope végétal sur les Pandanus. *Bull. Acad. malg.* (n. s.) 51 (1) (1973) : 113-128, fig. 1-5, pl. 1-6, tabl.

1974b. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Ecologie et développement larvaire de *Mantidactylus brevipalmatus*, Ahl, Batracien des eaux courantes. *Bull. Acad. malg.* (n. s.) 51 (1) (1973) : 129-142, fig. 1-3, 5 pl. 1-6, 5 tabl.

1977. Contribution à l'étude des Batraciens de Madagascar. Etude histologique de la peau de deux *Mantella* (*M. aurantiaca* Mocquard et *M. baroni* Boulenger), batraciens anoures endémiques. *Annls Univ. Madagascar* (Sci.) 14 : 271-301.

1979. Contribution à l'étude biologique de quelques Batraciens de Madagascar. Thèse Doctorat d'Etat, Paris VII : 195 p.

1980. Contribution à l'étude biologique de quelques Batraciens de Madagascar. *Bull. Soc. herp. France* 16 : 14-16.

RICHARD, (J.), CHABAUD, (A. G.) & BRYGOO, (E. R.)

1968 Notes sur la morphologie et la biologie des Trématodes Digènes parasites des grenouilles du jardin de l'Institut Pasteur à Tananarive. *Arch. Inst. Pasteur Madagascar* 37 (1) : 31-52.

RIQUIER, (J.)

1959. Le bilan hydrique des sols calculé d'après les données météorologiques courantes. Serv. Géol., A, 1507, Tananarive : 113 p.

ROUVEYRAN, (S.) & CHAVANES, (B.)

1969. Approche descriptive et quantitative de l'agriculture malgache. *Annls Fac. Droit. Sc. économ.*, Tananarive : 138-239.

ROUX, (J.)

1935. Sur un nouveau Batracien de Madagascar (*Mantella loppei* n. sp.). *Bull. Soc. zool. France* 60 : 441-443.

SABOUREAU, (P.)

1964. Note sur quelques températures relevées dans les réserves naturelles. *Bull. Acad. malgache* (n.s.) 40 (1962) : 12-22, tabl., carte, phot.

SALTHE, (S.N.) & DUELLMAN, (W. E.)

1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans, *in* Evolutionary biology of the Anurans. J.-L. VIAL edit., Univ. Missouri Press, Columbia : 229-249.

SALTHE, (S. N.) & MECHAM, (J. S.)

1974. Reproductive and courtship patterns, *in* Physiology of the Amphibia. Brian LOFTS edit., Academic Press, New York and London 11 : V-XI, 1-592.

Source : MNHN, Paris

SAVAGE, (J.-M.)
1973. The geographic distribution of frogs : patterns and predictions, *in* Evolutionary biology of the Anurans. J.-L. VIAL edit., Univ. Missouri Press, Columbia : 351-445.

SOKOL, (O. M.)
1975. The phylogeny of Anuran larvae : A new look. *Copeia* I : 1-23.

STARRETT, (P.H.)
1973. Evolutionary patterns in larval morphology, *in* Evolutionary biology of the Anurans. J.L. VIAL edit., Univ. Missouri Press, Columbia : 251-271.

STEINDACHNER, (F.)
1864. Batrachologische Mittheilungen. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 14 : 239-288, pl. IX-XVII.
[1867]. Amphibien, *in* Reise der Österreichischen Fregatte Novara um die Erde in den Jahren 1857, 1858, 1859 unter den Befehlen des Commodore B. von Wüllerstorf-Urbair, Zoologischer Theil 1(4) : 1-70, pl. I-V. Aus der Kaiserlich-Königlichen Hof-und Staatsdruckerei, Wien.
1882. Batrachologische Beitrage. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien* 85 : 188-193.

TÊTEFORT, (J.) & WINTREBERT (D.)
1966. Effets édaphique et biotique de l'inversion pluviométrique des saisons, important facteur de pullulation des Acridiens migrateurs dans le Sud-Ouest malgache. *Entomophaga* 11 (3) : 305-310, 8 fig., 1 tabl.

THOMINOT, (A.)
1889. Observation sur quelques Reptiles et Batraciens de la collection du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. *Bull. Soc. philomath. Paris* (8) 1 : 21-30.

TREVAWAS, (E.)
1933. The Hyoid and Larynx of the Anura. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* (B) 222 : 401-526, fig.

TSCHUDI, (J.-J.)
[1839]. Classification der Batrachier, mit Berücksichtigung der fossilen Thiere dieser Abtheilung der Reptilien. *Mém. Soc. Sci. nat. Neuchâtel* 2 (1838) : 1-100, pl. I-VI.

TYLER, (M.J.)
1963. A taxonomic study of amphibians and reptiles of the central highlands of New Guinea, with notes on their ecology and biology. I. Anura : Microhylidae. *Trans. R. Soc. S. Austr.* 36 : 11-29.

VAILLANT, (L.)
1885. Sur quelques Batraciens de Nossi-Bé (Madagascar) appartenant à la collection du Muséum. *Bull. Soc. philomath. Paris* (7) 9 : 115-118.

VÉRIN, (P.)
1967. L'origine indonésienne des Malgaches. *Bull. Madagascar* 259 : 947-976.

Source : MNHN, Paris

VIETTE, (P.)
1963. Noctuelles trifides de Madagascar. Ecologie, biogéographie, morphologie et taxonomie. *Annls. Soc. ent. Fr.* 131 (1) : 1-294.
1981. Les Naturalistes à Madagascar, *in* Madagascar, un sanctuaire de la nature. P. OBERLÉ édit., Lechevalier, Paris : 98-104.

VIEU, (R.)
1964. Extension probable de l'aire de répartition à Madagascar de *Rana tigrina tigrina* Daudin (batracien introduit par les Indous ou les Chinois). *Naturaliste malgache* 13 (1962) : 274-275.

VIGNAL, (P.)
1955. La disparition de la forêt malgache des Hauts-Plateaux *Bois et Forêts des Tropiques* 49 : 3-8.

WAGER, (V. A.)
1965. The frogs of South Africa : 242 p. Purnell Sons, Capetown.

WASSERSUG, (R.)
1984. The *Pseudohemisus* tadpole : a morphological link between Microhylid (Orton type 2) and Ranoïd (Orton type 4) larvae. *Herpetologica* 40 (2) : 138-148.

WELLS, (K. D.)
1977. The Courtship of frogs, *in* The Reproductive biology of Amphibians. D.H. TAYLOR & S.I. GUTTMAN edit., Plenum press, New York & London : 233-262.

WERNER, (F.)
1901. Beschreibung neuer Dendrobatiden. Mit einer Revision dieser Batrachier-Familie. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 51 : 627-634

WHITTAKER, (R. N.)
1970. Communities and ecosystems : 162 p. Macmillan Co, London.

WOLPERT, (K.) & MÜLLER (H).
1980 Frösche der Gattung *Mantella* (Amphibia, Ranidae). Teil 1. *Herpetofauna* 7 : 15-16 ; Teil 2. *Herpetofauna* 8 : 21-23.

Source : MNHN, Paris

ERRATA

Il faut lire :

Page 4. "Récapitulatif des taxa nouveaux et modifications *taxonomiques*" et non "taxomatiques".

Page 103. Dans le paragraphe traitant la description de *Madecassophryne truebae* Guibé,

- "... *arrondi* en profil latéral, de longueur *égale* au diamètre transversal de l'œil." et non "... proéminent en profil latéral, plus long que le diamètre transversal de l'œil.".

- "Espace interorbital *plus petit* que l'espace internarinal..." et non "Espace interorbital égal à l'espace internarinal...".

Page 126. "*Megalixalus*" et non "*Megalixus*".

Page 214. La fig. 92 est identique à celle de la fig. 137 (page 319). Donc ce sonagramme appartient à *B. microtympanum*.

Page 294. La formule dentaire est : "1/3+3//1+1/2 - 1/6+6//1+1/2" et non "1/3+3//1/2+2 - 1/6+6//1/2+2".

Page 346. La formule dentaire est : "1/5+5//1+1/2 ou 1/6+6//1+1/2" et non "1/5+5//1/2+2 ou 1/6+6//1/2+2".

Planches 10 et 12. "Z.M.A." et non "Z.A.M.".

Source : MNHN, Paris

INDEX ALPHABÉTIQUE

(pour la première partie de ce volume)

Les noms des nouveaux taxa décrits dans ce volume ou les noms substitués sont précédés d'un astérisque (*). Les synonymes sont en *italique*.

Nous avons omis dans cet index des erreurs orthographiques manifestes, ainsi que *Racophorus* dans les binômes et trinômes : *R. obscuris, R. luteus luteus, R.* (*Philautus*) *madecassus* et *R.* (*P.*) *andringitrensis, in* Millot & Guibé (1950).

acuticeps, Mantidactylus, 195.
aerumnalis, Mantidactylus, 233.
aglavei, Mantidactylus, 192.
Aglyptodactylus, 342.
albilabris, Boophis, 305.
albiventer, Rhacophorus, 331.
albofrenatus, Mantidactylus, 228.
albogularis, Gephyromantis, 178.
alboguttatus, Heterixalus, 125.
* albolineatus, Mantidactylus, 186.
alluaudi, Plethodontohyla, 62.
alticola, Platypelis, 75.
alutus, Mantidactylus, 249.
ambohimitombi, Mantidactylus, 252.
ambreensis, Mantidactylus,220.
anceps, Rhacophorus, 342.
andrangoloaka, Rhacophorus, 295.
andringitraensis, Rhacophorus, 323.
angeli, Mantipus, 59.
anguliferus, Mantipus, 70.
Anodonthyla, 92.
Anodontohyla, 92.
antanosi, Eucnemis, 119.
antongili, Dyscophus, 38.
arboreus, Rhacophorus, 317.
argenteus, Mantidactylus, 161.
arnoulti, Hyperolius, 119.
asper, Mantidactylus, 213.
attemsi, Mantella, 267.
aurantiaca, Mantella, 264.
Bahopygus, 130.
barbouri, Platypelis, 85
baroni, Mantella, 272.
bellyi, Mantidactylus, 244.
beloensis, Dyscophus, 44.
bertini, Mantidactylus, 174.
betsileanus, Mantidactylus, 240.
betsileo, Heterixalus, 113.
betsileo, Mantella, 266.
bicalcaratus, aff., *Gephyromantis*, 190.
bicalcaratus, Mantidactylus, 183.
biporus, Mantidactylus, 247.
bipunctata, Plethodontohyla, 54.
blanci, Gephyromantis, 205.
blommersae, Mantidactylus, 169.
boettgeri, Heterixalus, 117.
boettgeri, Rhacophorus, 317.
Boophis, 275.
boulengerii, Anodonthyla, 94.
boulengeri, Mantidactylus, 202.
boulengeri, Rhacophorus, 342.
bourgati, Mantidactylus, 244.
brachychir, Rhacophorus, 291.
brauni, Mantidactylus, 261.
brevipalmatus, Mantidactylus, 233.
brevipes, Plethodontohyla, 63.
brevirostris, Rhacophorus, 296.
brevis, Scaphiophryne, 30.
brunneus, Mantidactylus, 242.
brygooi, Rhacophorus, 323.

Source : MNHN, Paris

Buccinator, 275.

calcarata, Scaphiophryne, 27.
callichromus, Boophis, 287.
Callula, 47.
Calohyla, 47.
Calophrynus, 21.
catalai, Mantidactylus, 220.
catalai, Rhacophorus, 331.
ceratophrys, Mantidactylus, 213.
Cophyla, 88.
COPHYLINAE, 46.
coudreaui, Plethodontohyla, 64.
cowani, Mantella, 270.
cowani, Platypelis, 84.
cowanii, Rana, 218.
crocea, Mantella, 274.
crossleyi, Polypedates, 325.
Crotaphitis, 129.
crusculum, Plethodontohyla, 59.
curtus, Mantidactylus, 244.

decaryi, Mantidactylus, 205.
delormei, Mantidactylus, 233.
depressiceps, Mantidactylus, 154.
difficilis, Boophis, 297.
dispar, Polypedates, 325.
domerguei, Mantidactylus, 167.
doulioti, Rhacophorus, 325.
DYSCOPHINAE, 38.
Dyscophus, 38.

ebenaui, Dendrobates, 267.
eiselti, Mantidactylus, 204.
elegans, Gephyromantis, 172.
elegans, Mantidactylus, 151.
erythrodactylus, aff., *Boophis*, 314.
erythrodactylus, Boophis, 311.

fasciolatus, Rhacophorus, 281.
femoralis, Mantidactylus, 220.
femoralis, Rhacophorus, 330.
flavicrus, Rana, 220
flavobrunneus, Mantidactylus, 190.
flavoguttatus, Rhacophorus, 281.
frenatus, Mantidactylus, 230.
friedrichsi, Hyperolius, 126.
fumigatus, Rhacophorus, 242.

Gephyromantis, 139.
gephyromantis, Rhacophorus, 202.
glandulosus, Mantidactylus, 261.
goudoti, Boophis, 281.
grandidieri, Dyscophus, 44.
grandidieri, Mantidactylus, 258.
grandis, Platypelis, 76.
grandis, Stumpffia, 108.
grandisonae, Mantidactylus, 166.
granulatus, Mantidactylus, 208.
granulosus, Boophis, 328.
granulosus, Pseudohemisus, 27.
guentherpetersi, Plethodontohyla, 56.
* guibei, Mantidactylus, 172.
guibei, Rhacophorus, 328.
guineti, Dyscophus, 42.
guttulatus, Mantidactylus, 256.

haraldmeieri, madagascariensis, Mantella, 270.
Hemisus, 21.
herthae, Rhacophorus, 291.
Heterixalus, 111.
hildebrandti, Mantipus, 57.
hildebrandti, Rhacophorus, 325.
hillenii, Boophis, 333.
horrida, Laurentomantis, 135.
Hylobatrachus, 139.
hyloides, Boophis, 286.
HYPEROLIIDAE, 111.

idae, aff., *Boophis*, 333.
idae, Boophis, 330.
idae, Rana, 131.
inaudax, Rana, 244.
inguinalis, Plethodontohyla, 57.
inguinalis, Rana, 343.
insularis, Dyscophus, 43.
isabellinus, Rhacophorus, 302.

kanbergi, Rhacophorus, 281.
klemmeri, Mantidactylus, 199.

labrosa, Tomopterna, 127.
laeve, Phrynocara, 62.
laevigata, Mantella, 268.
laevipes, Plethodontohyla, 51.
laevis, Mantidactylus, 249.

Source : MNHN, Paris

laevis, Plethodontohyla, 62.
laurenti, Boophis, 323.
Laurentomantis, 134.
leucocephala, decaryi, Gephyromantis, 202.
leucomaculatus, Boophis, 336.
Levirana, 130.
liber, Mantidactylus, 178.
Lithobates, 129.
longicrus, luteus, Rhacophorus, 303.
longimanus, Pseudohemisus, 27.
loppei, Mantella, 272.
lugubris, Mantidactylus, 218.
luteostriata, boettgeri, Megalixalus, 114.
luteus, Boophis, 302.
luteus, Mantidactylus, 211.

maculatus, Phrynomantis, 272.
madagascariensis, Aglyptodactylus, 343.
madagascariensis, Boophis, 291.
madagascariensis, Heterixalus, 118.
madagascariensis, Mantella, 271.
madagascariensis, Pyxicephalus, 127.
madagascariensis, Scaphiophryne, 23.
madagascariensis, Stumpffia, 105.
Madecassophryne, 102.
madecassus, Mantidactylus, 254.
majori, aff., *Boophis*, 299.
majori, Boophis, 298.
majori, Mantidactylus, 224.
malagasia, Laurentomantis, 136.
mandraka, Boophis, 314.
Mantella, 261.
MANTELLIDAE, 134.
Mantidactylus, 139.
Mantipus, 47.
Mantophrys, 47.
marmorata, Scaphiophryne, 32.
mascareniensis, Ptychadena, 130.
mascareniensis mascareniensis, Ptychadena, 130.
melanopleura, longimanus, Pseudohemisus, 27.
melanopleura, Rhacophorus, 230.
methueni, Gephyromantis, 183.
MICROHYLIDAE, 21.
Microphryne, 134.
microtis, Boophis, 338.
microtympanum, Boophis, 316.
microtympanum, Mantidactylus, 259.
milloti, Platypelis, 83.
miniatus, Boophis, 301.
minuta, Plethodontohyla, 53.
mocquardi, Mantidactylus, 222.
mocquardi, Megalixalus, 117.
mocquardii, Rhacophorus, 154.
mocquardti, Rhacophorus, 154.
montana, Anodonthyla, 97.
multiplicatus, Mantidactylus, 242.

natalensis, Rana, 127.
nigrescens, Rana, 131.
nossibeensis, Heterixalus, 124.
notosticta, Plethodontohyla, 67.

obscurus, Hemisus, 34.
obscurus, Rhacophorus, 281.
ocellata, Plethodontohyla, 65.
opiparis, Mantidactylus, 230.
opisthodon, Boophis, 335.

pallidus, insularis, Dyscophus, 38.
palmata, Paradoxophyla, 36.
"Palmirana", 129.
Paracophyla, 70.
* Paradoxophyla, 34.
pauliani, Boophis, 339.
pauliani, Mantidactylus, 254.
Pelophylax, 129.
peraccae, Mantidactylus, 153.
Phrynocara, 47.
phyllodactyla, Cophyla, 88.
pigra, Rana, 256.
Platyhyla, 70.
Platypelis, 70.
Plethodontohyla, 47.
pliciferus, Mantidactylus, 210.
Pohlia, 129.
poissoni, Mantidactylus, 261.
pollicaris, Mantella, 95.
pollicaris, Platypelis, 80.
pseudoasper, Mantidactylus, 197.
Pseudohemisus, 21.

Source : MNHN, Paris

psologlossa, Stumpffia, 105.
Ptychadena, 130.
pulcher, aff., *Gephyromantis*, 187.
pulcher, Mantidactylus, 182.
pulcher, Mantipus, 67.
pulchra, Mantella, 272.
punctatus, Mantidactylus, 187.
purpureus, Mantidactylus, 343.
pustulosa, Scaphiophryne, 25.

quinquelineatum, Phrynocara, 44.

Rana, 129.
Ranaria, 129.
RANIDAE, 126.
Ranula, 129.
rappiodes, Boophis, 308.
redimitus, Mantidactylus, 195.
renifer, Hyperolius, 114.
reticulatus, Boophis, 294.
RHACOPHORIDAE, 274.
rhodoscelis, Boophis, 295.
Rhombophryne, 90.
roseifemoralis, Stumpffia, 105.
rouxae, Anodonthyla, 100.
rutenbergi, Heterixalus, 120.

sanguineus, Dyscophus, 40.
Scaphiophryne, 21.
SCAPHIOPHRYNINAE, 21.
sculpturatus, Mantidactylus, 210.
serratopalpebrosa, Plethodontohyla, 52.
sikorae, Rhacophorus, 192.
Sphaeroteca, 127.
* spiniferus, Mantidactylus, 215.
spinosa, Scaphiophryne, 32.
Stumpffia, 105.
tephraeomystax, aff., *Boophis*, 325.
tephraeomystax, Boophis, 325.
testudo, Rhombophryne, 91.
tigerina, Rana, 130.
Tomopterna, 127.
tornieri, Mantidactylus, 157.
Trachymantis, 134.
tricinctus, Gephyromantis, 247.
tricolor, Heterixalus, 121.
tridactyla, Stumpffia, 110.
tripunctatus, Mantidactylus, 261.
truebae, Madecassophryne, 102.
Trypheropsis, 129.
tsaratananaensis, Platypelis, 81.
tsianovohensis, laevis, Plethodontohyla, 62.
tuberata, Plethodontohyla, 59.
tuberculata, Cophyla, 76.
tuberculata, Paracophyla, 85.
tuberifera, Platypelis, 73.

ulcerosus, Mantidactylus, 238.
untersteini, Boophis, 289.

variabilis, Gephyromantis, 178.
variabilis, Heterixalus, 125.
variabilis, Megalixalus, 126.
variolosa, goudoti, Polypedates, 281.
ventrimaculata, Laurentomantis, 137.
verrucosa, Platyhyla, 76.
verrucosus, Gephyromantis, 202.
verrucosus, Pseudohemisus, 34.
viridis, Boophis, 310.
viridis, Mantella, 274.
voeltzkowi, Platyhyla, 76.

webbi, Mantidactylus, 200.
williamsi, Boophis, 320.
wittei, Mantidactylus, 162.

E'AL D'
MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

Planches en couleur 13 à 20

Les espèces sont repérées par leur numéro d'ordre.

Les clichés des espèces n°s 6 ; 15 ; 35 ; 37 ; 50 ; 56 ; 74 ; 88 ; 109 ; 116 et 130, provenant de la réserve spéciale d'Ambatovaky, à 70 km à l'Ouest-Nord-Ouest de Soanierana Ivongo, nous ont été aimablement communiqués par Ch. Raxworthy ainsi que celui de l'espèce n° 73 par F. Andreone.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 13

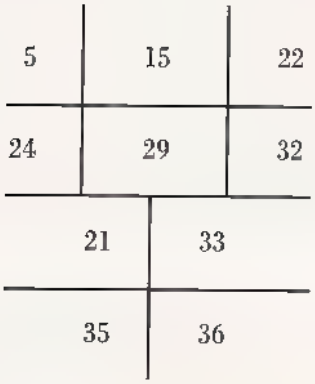
1	3
4	6
7	8
9	13
16	20

1. *Scaphiophryne madagascariensis*, adulte, Andringitra, janvier 1971 (M.H.N.P.).
3. *Scaphiophryne calcarata*, adulte, Ampijoroa (Z.M.A. 6707).
4. *Scaphiophryne brevis*, adulte, Ambovombe, décembre 1971 (Z.M.A. 7130).
6. *Paradoxophyla palmata*, adulte, Ambatovaky.
7. *Dyscophus antongili*, adulte, mâle (petit individu) et femelle, Maroantsetra (Z.M.A. 6878).
8. *Dyscophus guineti*, adulte, Soavala, Manantenina (M.H.N.P.).
9. *Dyscophus insularis*, adulte, mâle, Ampijoroa (Z.M.A. 7131).
13. *Plethodontohyla bipunctata*, adulte, mâle, Foulpointe (Z.M.A. 7126).
16. *Plethodontohyla tuberata*, adulte, Manjakatompo (M.H.N.P.).
20. *Plethodontohyla ocellata*, adulte, Ampasinambo, Nosy Varika (Z.M.A. 6690).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 14



5. *Scaphiophryne marmorata*, adulte, mâle, Périnet (Z.M.A. 6877).

15. *Plethodontohyla inguinalis*, adulte, Ambatovaky.

21. *Plethodontohyla notosticta*, adulte, femelle, Ranomafana (Z.M.A. 6682).

22. *Platypelis tuberifera*, adulte, femelle, Périnet (Z.M.A. 6700).

24. *Platypelis grandis*, adultes, mâle (grand individu) et femelle, Périnet (Z.M.A. 6695).

29 *Platypelis barbouri*, adulte, mâle, Périnet (Z.M.A. 6680).

32. *Anodonthyla boulengeri*, adulte, Fénérive (Z.M.A. 6669).

33. *Anodonthyla montana*, adulte, Andringitra (M.H.N.P.).

35. *Madecassophryne truebae*, adulte, Ambatovaky.

36. *Stumpffia psologlossa*, adulte, Ambatovaky.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 15

37	39
40	43
45	46
50	53
56	59

37. *Stumpffia grandis*, adulte, Ambatovaky.

39. *Heterixalus betsileo*, adulte, Andringitra (M.H.N.P.).

40. *Heterixalus boettgeri*, adulte, Fort-Dauphin (Z.M.A. 6741).

43. *Heterixalus tricolora*, adulte, femelle, Fénérive (Z.M.A. 6968).

45. *Heterixalus alboguttatus*, adulte, femelle, Ranomafana (Z.M.A. 6730).

46. *Tomopterna labrosa*, adulte, Ampijoroa (Z.M.A. 6770).

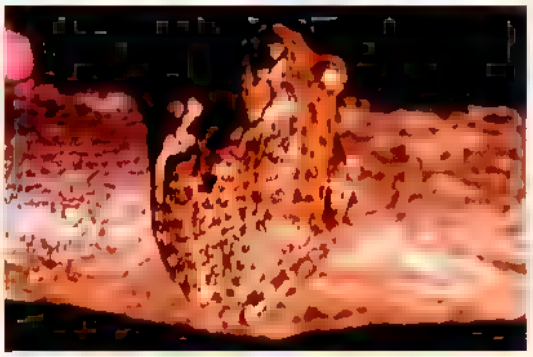
50. *Laurentomantis malagasia*, adulte, Ambatovaky.

53. *Mantidactylus peraccae*, adulte, femelle, Tampoketsa d'Ankazobe (Z.M.A. 6869).

56. *Mantidactylus argenteus*, adulte, mâle, Ambatovaky.

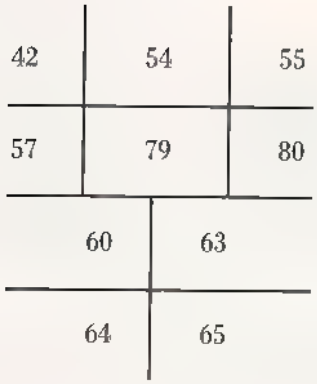
59. *Mantidactylus domerguei*, adulte, Manjakatompo (Z.M.A. 6923).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE 16



42. *Heterixalus rutenbergi*, adulte, femelle, 20 km à l'Ouest de Tananarive (Z.M.A. 6737).

54. *Mantidactylus depressiceps*, adulte, 20 km au Sud de Moramanga (Z.M.A. 6973).

55. *Mantidactylus tornieri*, adulte, Foulpointe (Z.M.A. 7112).

57. *Mantidactylus wittei*, adulte, mâle, Foulpointe (Z.M.A. 7059).

60. *Mantidactylus blommersae*, adulte, Périnet (Z.M.A. 6855).

63. *Mantidactylus liber*, adulte, 20 km au Sud de Moramanga (Z.M.A. 6659).

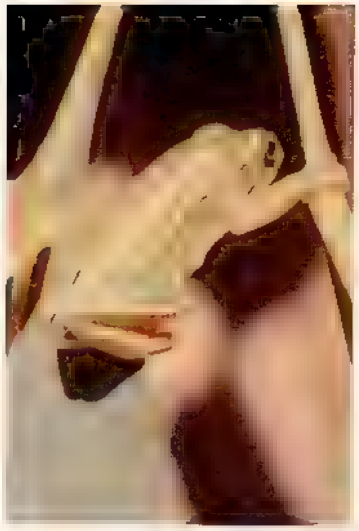
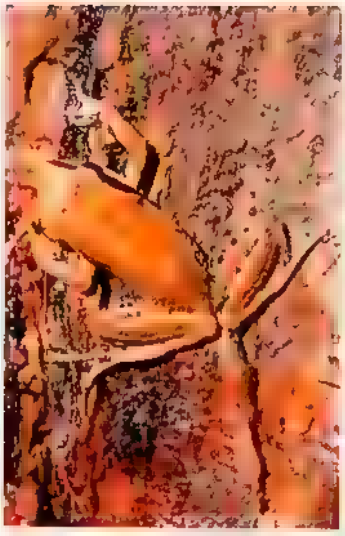
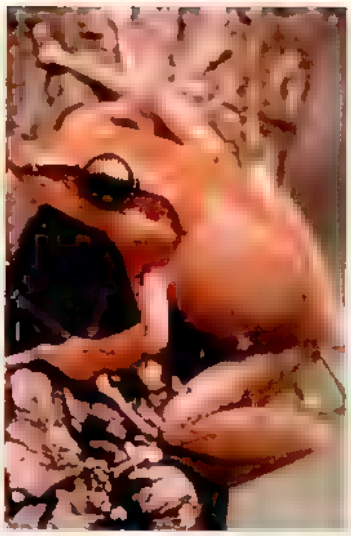
64. *Mantidactylus pulcher*, adulte, 20 km au Sud de Moramanga (Z.M.A. 7214).

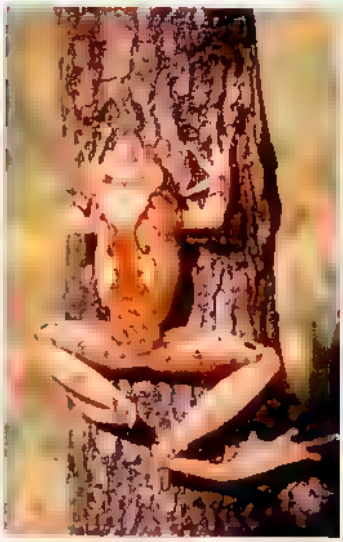
65. *Mantidactylus bicalcaratus*, adulte, Fénérive (Z.M.A. 6952).

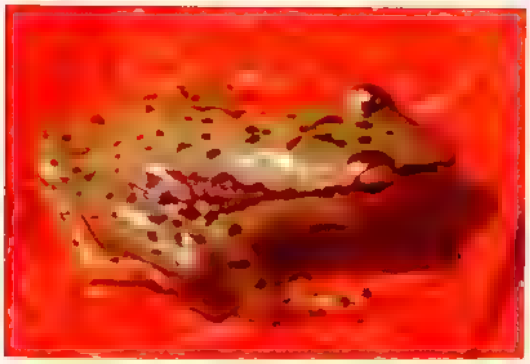
79. *Mantidactylus luteus*, adulte, mâle, Foulpointe (Z.M.A. 6725).

80. *Mantidactylus asper*, adulte, Mandraka (Z.M.A. 6868).

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

PLANCHE 17

66	67
68	69
70	73
74	75
82	83

66. *Mantidactylus albolineatus*, adulte, Périnet (Z.M.A. 6949).

67. *Mantidactylus punctatus*, adulte, mâle, Tampoketsa d'Ankazobe (Z.M.A. 7170).

68. *Mantidactylus flavobrunneus*, adulte, mâle, Périnet - Anosibe (Z.M.A. 7173).

69. *Mantidactylus aglavei*, sub-adulte, Périnet (Z.M.A. 6994).

70. *Mantidactylus redimitus*, adulte, mâle, Périnet (Z.M.A. 7142).

73. *Mantidactylus webbi*, adulte avec ses œufs, Nosy Mangabe.

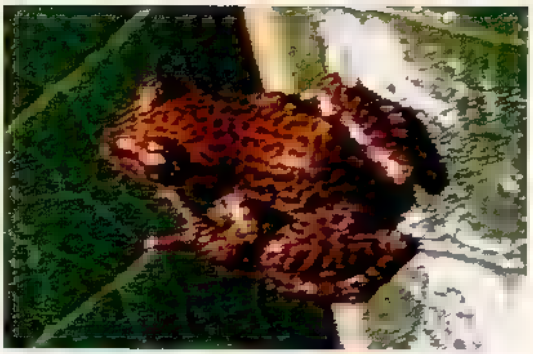
74. *Mantidactylus boulengeri*, adulte, Ambatovaky.

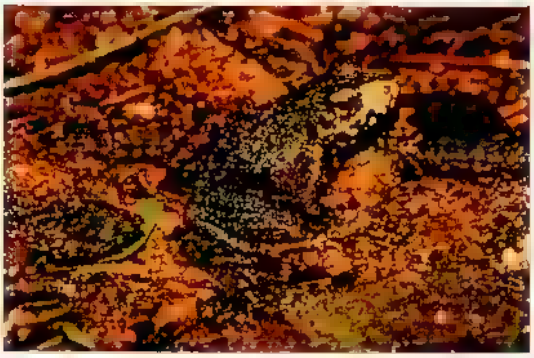
75. *Mantidactylus eiselti*, adulte, mâle, Périnet.

82. *Mantidactylus lugubris*, adulte, Périnet (Z.M.A. 6771).

83. *Mantidactylus femoralis*, adulte, mâle, Foulpointe (Z.M.A. 6789).

Source : MNHN, Paris





MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 18

87	88
89	90
91	92
93	94
96	97

87. *Mantidactylus albofrenatus*, adulte, Foulpointe (Z.M.A. 7001).

88. *Mantidactylus opiparis*, adulte, Ambatovaky.

89. *Mantidactylus aerumnalis*, adultes, mâle (petit individu) et femelle, Manja katompo (Z.M.A. 6777).

90. *Mantidactylus ulcerosus*, adulte, Fénérive (Z.M.A. 6798).

91. *Mantidactylus betsileanus*, adulte, Mandraka (Z.M.A. 6885).

92. *Mantidactylus curtus*, adulte, Manjakatompo (Z.M.A. 6863).

93. *Mantidactylus biporus*, adulte, Ranomafana (Z.M.A. 6813).

94. *Mantidactylus alutus*, adulte, femelle, Tananarive (Z.M.A. 6905).

96. *Mantidactylus madecassus*, adulte, Andringitra (M.H.N.P.).

97. *Mantidactylus guttulatus*, adulte, Périnet (Z.M.A. 7116).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 19

98	101
103	104
105	109
113	114
122	124

98. *Mantidactylus grandidieri*, adulte, Périnet (Z.M.A. 6817).

101. *Mantella betsileo*, adulte, femelle, Nosy Be (Z.M.A. 6726).

103. *Mantella cowani*, adulte, Fort-Dauphin (Z.M.A. 6719).

104. *Mantella madagascariensis*, adulte, Andringitra (Z.M.A. 6754).

105. *Boophis goudoti*, amplexus, Tsinjoarivo (Z.M.A. 6808).

109. *Boophis madagascariensis*, amplexus, Ambatovaky.

113. *Boophis majori*, adulte, mâle, Mandraka (Z.M.A. 7102).

114. *Boophis miniatus*, adulte, mâle, Périnet (Z.M.A. 7162).

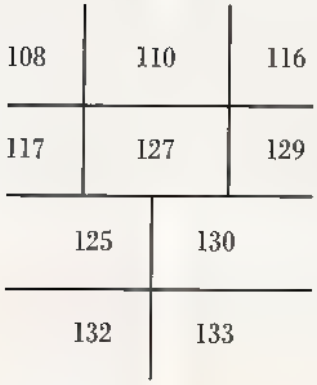
122. *Boophis microtympanum*, amplexus, Manjakatompo, (Z.M.A. 6850).

124. *Boophis laurenti*, adulte, Andringitra (M.H.N.P.).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 20



108. *Boophis untersteini*, juvénile âgé de 3 mois, Mandraka (Z.M.A. 7190).

110. *Boophis reticulatus*, adulte, mâle, Périnet (Z.M.A. 7101).

116. *Boophis albilabris*, adulte, Ambatovaky.

117. *Boophis* species, juvénile, Mandraka (Z.M.A. 7154).

125. *Boophis tephraeomystax*, adulte, Tuléar (Z.M.A. 6775).

127. *Boophis idae*, adulte, Mandraka (Z.M.A. 7014).

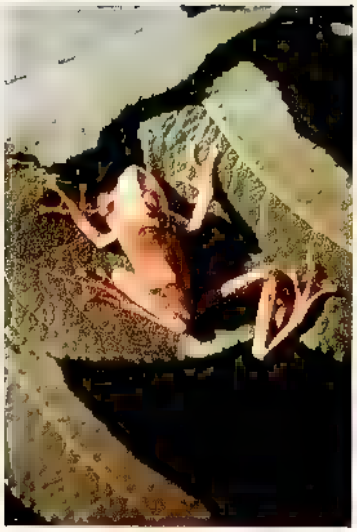
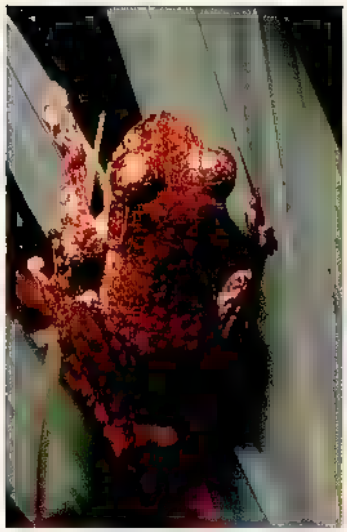
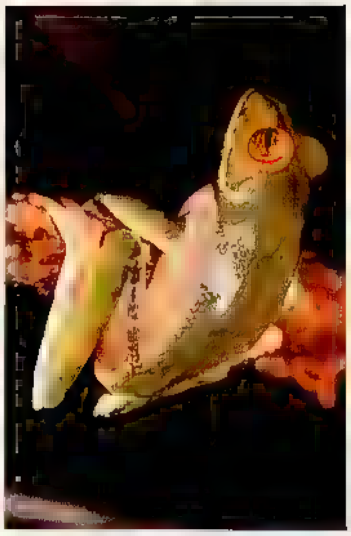
129. *Boophis opisthodon*, adulte, Foulpointe (Z.M.A. 6851).

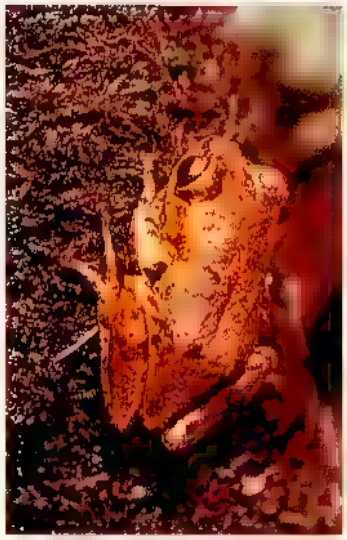
130. *Boophis leucomaculatus*, adulte, Ambatovaky.

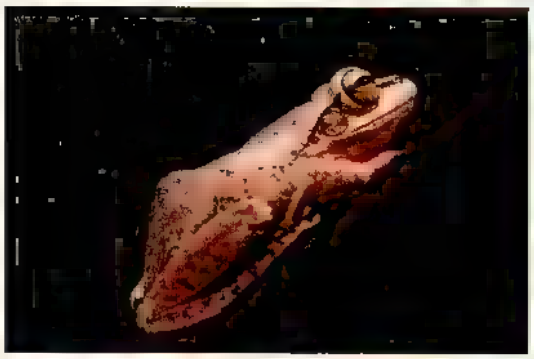
132. *Boophis pauliani*, adulte, Périnet, (Z.M.A. 7128).

133. *Aglyptodactylus madagascariensis*, amplexus, Andringitra (M.H.N.P.).

Source : MNHN, Paris





Source : MNHN, Paris

LA FAUNE DE MADAGASCAR

est publiée par livraisons séparées correspondant chacune à un groupe zoologique. L'ordre de publication est indépendant de l'ordre systématique général.

Adresser toute la correspondance concernant la « Faune de Madagascar » au Dr R.-P. DECHAMBRE, 45, rue Buffon, 75005 Paris.

En vente à la :
• S.A.R.L. René THOMAS
28, rue des Fossés Saint Bernard, F - 75005 Paris
• Librairie Philippe DEVISME
Maison de Buffon
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, F - 75005 Paris
• Librairie SCIENCES NAT
2, rue André-Mellenne, Venette, F - 60200 Compiègne

Date de publication : 8 juin 1993

FASCICULES PUBLIÉS	Prix T.T.C.
I. — Odonates Anisoptères, par le Dr F.C. Fraser, 1956	150 F
II. — Lépidoptères Danaidae, Nymphalidae, Acraeidae, par R. Paulian, 1956 (*n'est plus vendu qu'avec la collection disponible*)	150 F
III. — Lépidoptères Hesperiidae, par P. Viette, 1956	100 F
IV. — Coléoptères Cerambycidae Lamiinae, par S. Breuning, 1957	150 F
V. — Mantodea, par R. Paulian, 1957	100 F
VI. — Coléoptères Anthicidae, par P. Bonadona, 1957	100 F
VII. — Hémiptères Enicocephalidae, par A. Villiers, 1958	100 F
VIII. — Lépidoptères Sphingidae, par P. Griveaud, 1959	150 F
IX. — Arachnides. Opilions, par le Dr R.-F. Lawrence, 1959	100 F
X. — Poissons des eaux douces, par J. Arnoult, 1959	150 F
XI. — Insectes, Coléoptères Scarabaeidae, Scarabaeina et Onthophagini, par R. Paulian ; Helictopleurina, par E. Lebis, 1960	150 F
XII. — Myriapodes. Chilopodes, par le Dr R.-F. Lawrence, 1960	150 F
XIII. — Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines, par R. Paulian, 1961 (Prix Foulon de l'Académie des Sciences)	300 F
XIV. — Lépidoptères Eupterotidae et Attacidae, par P. Griveaud, 1961	150 F
XV. — Aphaniptères, par le Dr Lumaret, 1962	100 F
XVI. — Crustacés. Décapodes Portunidae, par A. Crosnier, 1962	150 F
VII. — Insectes. Lépidoptères Amatidae, par P. Griveaud, 1964 (Prix Constant de la Société entomologique de France)	150 F
XVIII. — Crustacés. Décapodes Grapsidae et Ocypodidae, par A. Crosnier, 1965	150 F
XIX. — Insectes. Coléoptères Erotylidae, par H. Philipp, 1965	100 F
XX (1). — Insectes. Lépidoptères Noctuidae Amphipyrinae (*part.*), par P. Viette, 1965 (Prix Foulon de l'Académie des Sciences)	150 F
(2). — Id. Amphipyrinae (*part.*) et Melicleptriinae, 1967	150 F
XXI. — Octocoralliaires, par A. Tixier-Durivault, 1966	200 F
XXII. — Insectes. Diptères Culicidae Anophelinae, par A. Grjebine, 1966 (Prix Passet de la Société entomologique de France)	300 F
XXIII. — Insectes. Psocoptères, par A. Badonnel, 1967	200 F
XXIV. — Insectes. Lépidoptères Thyrididae, par P.E.S. Whalley, 1967	150 F
XXV. — Insectes. Hétéroptères Lygaeidae Blissinae, par J. A. Slater, 1967	100 F

Source : MNHN, Paris

FASCICULES PUBLIÉS (suite)

XXVI. — Insectes. Orthoptères, Acridoidea (Pyrgomorphidae et Acrididae), par V. M. Dirsh et M. Descamps, 1968 ..... 200 F
XXVII. — Insectes. Lépidoptères Papilionidae, par R. Paulian et P. Viette, 1968 150 F
XXVIII. — Insectes. Hémiptères Reduviidae (1re partie), par A. Villiers, 1968 .... 150 F
XXIX. — Insectes. Lépidoptères Notodontidae, par S. G. Kiriakoff, 1969 ..... 200 F
XXX. — Insectes. Dermaptères, par A. Brindle, 1969 ..... 100 F
XXXI. — Insectes. Lépidoptères Noctuidae Plusiinae, par C. Dufay, 1970 ..... 200 F
XXXII. — Arachnides. Araignées Archaeidae, par R. Legendre, 1970 ..... 100 F
XXXIII. — Reptiles. Sauriens Chamaeleonidae, le genre *Chamaeleo*, par E.-R. Brygoo, 1971 ..... 250 F
XXXIV. — Insectes. Lépidoptères Lasiocampidae, par Y. de Lajonquière, 1972 250 F
XXXV. — Oiseaux, par Ph. Millon, J.-J. Petter et G. Randrianasolo, 1973 (*n'est plus vendu qu'avec la collection disponible*) ..... 450 F
Le fascicule de planches, seul, encore disponible ..... 250 F
36. — Mammifères. Carnivores, par R. Albignac, 1973 ..... 250 F
37. — Insectes. Coléoptères Carabidae Scaritinae, par P. Basilewsky, 1973 250 F
38. — Arachnides. Araignées Araneidae Gasteracanthinae, par M. Emerit, 1974 ..... 250 F
39. — Insectes. Lépidoptères Agaristidae, par S.G. Kiriakoff et P. Viette, 1974 200 F
40. — Insectes. Coléoptères Cerambycidae Parandrinae et Prioninae, par R.-M. Quentin et A. Villiers, 1975 ..... 250 F
41. — Insectes. Coléoptères Carabidae Scaritinae : II. Biologie par A. Peyrieras. — III. Supplément à la systématique, par P. Basilewsky, 1976 .... 250 F
42. — Arachnides. Acariens Astigmata Listrophoroidea, par A. Fain, 1976 . 150 F
43 (1). — Insectes. Lépidoptères Lymantriidae (1re partie), par P. Griveaud, 1977 ..... 250 F
43 (2). — — *Id.* (2e partie), 1977 ..... 250 F
44. — Mammifères. Lémuriens (Primates Prosimiens), par J.-J. Petter, R. Albignac et Y. Rumpler, 1977 (Prix Foulon de l'Académie des Sciences) ..... 500 F
45. — Reptiles. Sauriens Iguanidae, par Ch. P. Blanc, 1977 ..... 250 F
46. — Crustacés. Décapodes Aristeidae (Benthesicyminae, Aristeinae, Solenicerinae), par A. Crosnier, 1978 ..... 300 F
47. — Reptiles. Sauriens Chamaeleonidae, Genre *Brookesia* et complément pour le genre *Chamaeleo*, par E.-R. Brygoo, 1978 ..... 250 F
48. — Echinodermes. Ophiures, par G. Cherbonnier et A. Guille, 1978 (*stock détruit par l'éditeur*) ..... —
49. — Insectes. Hémiptères Reduviidae (2e partie), par A. Villiers, 1979 .. 250 F
50. — Insectes. Coléoptères Silphidae, Passalidae, Belohinidae et Ceratocanthidae, par R. Paulian et J.-P. Lumaret, 1979 ..... 150 F
51. — Insectes. Coléoptères Staphylinides Oxytelidae Osoriinae, par H. Coiffait, 1979 (*stock détruit par l'éditeur*) ..... —
52. — Insectes. Coléoptères Cerambycidae Disteniinae, par A. Villiers, 1980 ..... 200 F
53. — Insectes. Lépidoptères Limacodidae, par P. Viette, 1980 ..... 200 F
54. — Insectes. Coléoptères Colydiidae et Cerylonidae, par R. Dajoz, 1980 (*stock détruit par l'éditeur*) ..... —
55. — Insectes. Coléoptères Curculionidae Cycloterini, par R. Richard, 1981 (Prix M. et Th. Pic de la Société entomologique de France) ... 100 F
56. — Insectes. Coléoptères Trogidae et Hybosoridae, par R. Paulian, 1981 50 F
57. — Insectes. Coléoptères Cetoniidae Euchroeina : 1. Systématique, par R. Paulian et A. Descarpentries — II. Biologie et formes larvaires, par J.-P. Lumaret et A. Peyrieras, 1982 ..... 300 F
58. — Crustacés. Copépodes des eaux intérieures, par B. H. Dussart, 1982 200 F
59 (1). — Crustacés. Amphipodes Gammariens (1re partie), par M. Ledoyer, 1982 (*stock détruit par l'éditeur*) ..... —

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

FASCICULES PUBLIÉS (suite)

59 (2). — — *Id.* (2e partie), 1986 ..... 350 F
60. — Insectes. Lépidoptères Epiplemidae, par J. Boudinot, 1982 ..... 100 F
61. — Insectes. Lépidoptères Sesiidae, par P. Viette, 1982 ..... 150 F
62. — Insectes. Coléoptères Curculionidae Stigmatrachelini, par R. Richard, 1983 ..... 250 F
63. — Insectes. Lépidoptères Psychidae Oiketicinae, par J. Bourgogne, 1984 ..... 100 F
64. — Insectes. Coléoptères Carabidae Platyninae, par P. Basilewsky, 1985 500 F
65. — Insectes. Coléoptères Dynastidae, par R.-P. Dechambre, 1986 (Prix Passet de la Société entomologique de France) ..... 350 F
66. — Insectes. Coléoptères Curculionidae Brachyderini, Genre *Dinosius*, par M. Ferragu, 1986 ..... 200 F
67. — Insectes. Coléoptères Staphylinidae Paederinae, I. Pinophilini, par J.-Cl. Lecoq, 1986 ..... 300 F
68. — Insectes. Diptères Culicidae Culicinae Ficalbiini, par A. Grjebine, 1986 450 F
69. — Insectes. Coléoptères Aulonocnemidae, par Y. Cambefort, 1987 ..... 250 F
70. — Echinodermes. Holothurides par G. Cherbonnier, 1988 ..... 300 F
71. — Insectes. Coléoptères Staphylinidae Euaesthetinae, par J. Orousset, 1988 (Prix M. et Th. Pic de la Société entomologique de France) ..... 350 F
72. — Insectes. Lépidoptères Crambidae Scopariinae, par P. Leraut, 1989 . 150 F
73 (1). — Insectes. Coléoptères Melolonthidae (1re partie), par M. Lacroix, 1989 300 F
74. — Insectes. Coléoptères Aphodiidae, par P. Bordat, R. Paulian & R. Pittino, 1990 ..... 350 F
75 (1). — Amphibiens (1re partie), par R.M.A. Blommers-Schlösser et Ch. P. Blanc, 1991 ..... 450 F
/9 75 (2). — — *Id.* (2e partie), 1993 ..... 400 F
76. — Insectes. Coléoptères Nosodendridae, par S. Endrödy-Younga, 1991 . 100 F
77. — Insectes. Coléoptères Ptinidae, par X. Bellés, 1991 ..... 250 F
78. — Insectes. Hétéroptères Tingidae, par P. Duarte Rodriguez, 1992 ..... 200 F
79. — Insectes. Coléoptères Staphylinidae Paederinae, II. Paederini, par J.-Cl. Lecoq, 1993 ..... 200 F

Suppl. 1. — Liste récapitulative des Lépidoptères Hétérocères de Madagascar, par P. Viette, 1990 ..... 300 F
Suppl. 2. — Principales localités où des Insectes ont été recueillis à Madagascar, par P. Viette, 1991 ..... 200 F

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Imprimerie Némont s.a.
Rue de l'Europe, 10200 Bar-sur-Aube

Dépôt légal 2e trimestre 1993
N° 1246

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris